

Vergleichende Studien des Pinus-Krummholzes in den Japanischen und europäischen Alpen

- O. Wilmanns, A. Bogenrieder, Y. Nakamura -

ZUSAMMENFASSUNG

Die Formation des von Nadelhölzern beherrschten Krummholzes ist sowohl in den Japanischen als auch in den europäischen Alpen landschaftsprägend entwickelt; die beiden Ausbildungen werden hier vergleichend-autökologisch und vergleichend-pflanzensoziologisch betrachtet.

Schlüsselart des (Nadel-)Krummholzes ist in Japan *Pinus pumila* (Pall.) Regel, in Europa *Pinus mugo* Turra. *P. pumila* unterscheidet sich bei an sich gleichem Wuchs durch die Fähigkeit, an älteren Ästen Nebenwurzeln und damit Polykormone zu bilden. Messungen der Nadel-längen bei *P. pumila* zeigten: Die Nadellänge korreliert mit den Sommertemperaturen des Jahres, in dem das Streckungswachstum stattfindet, die Zahl der Nadelbüschel mit den Temperaturen des (vorhergehenden) Sommers, in dem sie angelegt wurden.

Zur Bestimmung der auffallenden Biegesteifigkeit und Bruchfestigkeit der Äste wurden 2 Methoden zu deren Messung entwickelt (Abb. 2-4). Die Biegesteifigkeit ist jeweils abhängig vom Astdurchmesser und bei der baumförmigen *P. cembra* und bei Tieflagen-Herkünften von *P. mugo* geringer als bei *P. pumila* und Hochlagen-Herkünften von *P. mugo*. Ökologisch entscheidend ist die wesentlich höhere Bruchfestigkeit von *P. mugo*-Hochlagen-Herkünften gegenüber Tieflagen-Herkünften und *P. cembra*.

P. mugo ist anemochor; *P. pumila* bildet wie ihre Elternart *P. cembra* geschlossen bleibende Zapfen; die Samen werden von Tieren, vor allem dem Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes* (in Asien in der ssp. *macrorhynchos*) ausgebreitet. Jungpflanzentrupps von 2 bis 8 Pflanzen wurden von uns im *Faurio-Caricetum blepharicarpae* des Naeba-Gebirges gefunden; ihr gleichmäßiges Alter von 8-9 Jahren läßt auf Verjüngung in mehrjährigen Abständen schließen.

Die Einheitlichkeit des Krummholzes in beiden Gebieten wird dadurch belegt, daß es von nur je einer Assoziation gebildet wird, dem *Vaccinium-Pinetum pumilae* Maeda et Shimazaki 1951 bzw. dem *Rhododendro-Mugetum* Br.-Bl. 1939 em. Oberd. 1957.

Die aktuelle Ausdehnung des Krummholzes entspricht in den Japanischen Alpen in sehr viel höherem Maße dem potentiellen Areal als in Europa, wo die Almwirtschaft direkt und indirekt zu einer Zerstückelung oder Vernichtung geführt hat. Die relativen Höhenlagen sind verschieden: die räumliche Durchdringung mit dem Nadelholz-Stammwald-Gürtel ist in Europa viel stärker; in Japan gibt es im oberen Grenzbereich bereits Frostböden.

Im strukturellen Aufbau aus 3 Schichten (*Pinus* sp., Ericaceen, Kryptogamen) gleichen sich die beiden Assoziationen; die Artenzahlen sind jedoch im europäischen Krummholz wegen stärkerer Auflichtung höher.

Das *Vaccinio-Pinetum pumilae* ist eine klare *Vaccinio-Piceetea*-Assoziation; das *Rhododendro-Mugetum* nimmt eine Übergangsstellung zu den *Erico-Pinetea* ein und wird von uns dieser Klasse zugeordnet. Hierin spiegelt sich die verschiedene Synevolution unserer Gesellschaften: Das *Vaccinio-Pinetum pumilae* ist aus Arten nordischer Verbreitung, vermutlich aus der arktotertiären Flora stammend, aufgebaut, lediglich seine Rhododendren könnten den Lorbeerwäldern entstammen. Das *Rhododendro-Mugetum* enthält dagegen zusätzlich zu den nordischen Arten wesentliche alpine Arten.

Das *Vaccinio-Pinetum pumilae* wird oft von "Zwergmänteln" umrandet, je nach Windexponiertheit dem *Arcteo alpini-Vaccinietum uliginosi* oder dem *Arterio nanae-Loiseleurietum procumbentis* angehörend. In den europäischen nördlichen Kalkalpen bilden *Rhododendron hirsutum* bzw. *ferrugineum* ebenfalls Randstreifen, die sich aufnahmetechnisch und syntaxonomisch allerdings schwer aus dem Krummholz selbst herauslösen lassen.

Eine "relative Ökologie" läßt sich aus den Kontaktgesellschaften ablesen (Abb. 5): Eine "mittlere" Schneebedeckung, die schätzungsweise mindestens 4 Monate Vegetationszeit erlaubt, aber auch einen gewissen Schutz gegen Frosttrocknis bietet, benötigen beide Gesellschaften. Verschieden sind die edaphischen Ansprüche: das *Vaccinio-Pinetum pumilae* ist eine Silikatgesteins-Gesellschaft, das *Rhododendro-Mugetum* stockt auf Kalkgestein, freilich oft mit autogener saurer Streudecke.

Rasengesellschaften und Rasenarten kommen in den Japanischen Alpen in weit geringerer Vielfalt vor; die Gründe hierfür werden diskutiert.

ABSTRACT

Conifer-dominated krummholz is characteristic of both the Japanese and the European Alps. This paper compares the autecology and plant sociology of the two formations. The key species of the coniferous krummholz is *Pinus pumila* (Pall.) Regel in Japan and *Pinus mugo* Turra in Europe. The difference between the two is the ability of *P. pumila* to

form adventitious roots and hence polycorms. Measurements of *P. pumila* revealed that needle-length correlates with the summer temperature of the year of extension growth, while the number of needle fascicles correlates with the temperature of the previous summer, when the fascicles were formed.

Two methods were developed to determine the flexibility and breaking strength of pine branches. Flexibility always depends on branch diameter, and is greater for arboreous *P. cembra* and low-altitude *P. mugo* than for *P. pumila* and high-altitude *P. mugo*. Ecologically crucial is the fact that the breaking strength of high-altitude *P. mugo* is considerably greater than that of low-altitude *P. mugo* and *P. cembra* (fig. 2-4).

P. mugo is anemochorous. *P. pumila*, like its parent species *P. cembra*, forms cones which remain closed; the seeds are dispersed by animals, in particular the nutcracker, *Nucifraga caryocatactes* (in Asia the subspecies *macrorhynchos*). We found bunches of 2 to 8 young plants in the *Faurio-Caricetum blepharicarpae* of the Naeba Mountains. They were all 8-9 years old, with suggests regeneration in several years apart.

The occurrence of krummholz in only one association in each region (*Vaccinio-Pinetum pumilae* Maeda et Shimazaki 1951 in Japan and *Rhododendro-Mugetum* Br.-Bl. 1939 em Oberd. 1957 in Europe) testifies to its uniformity.

The actual extension of krummholz is far closer to its potential in the Japanese Alps than in Europe, where alpine dairy farming has directly or indirectly worked to destroy or at least carve up much of the former cover. The relative altitudes differ: in Europe the spatial interdigitation with the coniferous trunk-wood belt is much greater; in Japan the upper reaches are in permafrost.

The three-layer structure of the two associations (*Pinus* sp., *Ericaceae*, cryptogams) is similar, but species richness is greater in European krummholz because of less dense overstoreys and greater light penetration.

The *Vaccinio-Pinetum pumilae* is a pure *Vaccinio-Piceetea* association, whereas the *Rhododendro-Mugetum* is transitional to the *Erico-Pinetea*, in which class we place it. This reflects the different synevolutionary origins of the communities concerned. The *Vaccinio-Pinetum pumilae* comprises species of nordic distribution, presumably descended from the Arctotertiary flora, with only *Rhododendron* possibly descended from the subtropical "laurel forest" flora. In contrast, the *Rhododendro-Mugetum* contains (in addition to the nordic species) a substantial number of Alpine species.

The *Vaccinio-Pinetum pumilae* is often bordered by lower, fringing "Zwergmantel" formations, which belong to the *Arctoo alpini-Vaccinietum uliginosi* or *Arctericoo nanae-Loiseleurietum procumbentis*, depending on wind exposure. In the northern Calcareous Alps of Europe *Rhododendron hirsutum* or *Rh. ferrugineum* also form such fringe communities, but their interdigitation with the krummholz makes them difficult to distinguish for purposes of recording and syntaxonomy.

One can read a "relative ecology" from the contact communities (Fig. 5): both communities appear to require a "medium" covering of snow which allows a vegetation period of, we estimate, at least four months but also offers some protection against winterdesiccation. Their edaphic demands differ: the *Vaccinio-Pinetum pumilae* occurs on siliceous rock and the *Rhododendro-Mugetum* on limestone, though often with a covering of autogenic acidic litter.

The variety of grassland communities and grass species is far smaller in the Japanese Alps, as is discussed herein.

Vorbemerkung der deutschen Autoren

Wenn der mitteleuropäische Vegetationskundler Japan besucht, pflegt er zunächst die dicht und seit Jahrtausenden besiedelten Tieflagen und Hügelländer, den küstennahen Raum zwischen Tokyo und Kobe kennenzulernen, und er wird dort wenig Bekanntes finden - von den kosmopolitischen Einkaufs-, Industrie- und Neusiedlungszentren abgesehen. Ganz anders, wenn er die Reisfelder und Teegärten, die Bambushaine und Lorbeerwald-Inseln um Schreine und Tempel hinter sich gelassen hat und die Gebirgsvegetation erlebt. Nicht nur Strukturen wie Strauchmäntel, Moos-Böschungsanrisse, Quellfluren, Staudichte (Hochstaudenfluren) zwischen den sommergrünen *Fagetea crenatae*-Wäldern, sondern auch einige Gattungen sind ihm vertraut. Hat man die anschließende Nadelholzstufe mit ihren unzweifelhaften *Vaccinio-Piceetea*-Gesellschaften und die lichten Birkenwälder mit ihren Säbelstämmen durchmessen und die alpine Stufe erreicht, so begegnen einem nur gelegentlich noch fremde Gattungen, und man bringt sogar Namen europäischer Arten ins Spiel, zögernd freilich, da sich die Pflanzen häufig deutlich erkennbar unterscheiden.

Trotz allem bleibt indessen das Landschaftsbild als ganzes ungewohnt und zugleich überwältigend: Ursache dafür ist die so gut wie geschlossene Walddecke, welche die vielen steilen und die wenigen sanften Hänge überzieht, welche



Photo 1: Großflächig geschlossenes Krummholz (*Vaccinio-Pinetum pumilae*) am Berg Tateyama, 2500 m NN (Präfektur Toyama).

auch unverzichtbar ist, wie die trotz dieses Schutzes immer wieder sichtbaren, natürlichen Rutschungen lehren.

"Zyakai", das heißt "Meer von Baumkronen" - so empfindet der Japaner selbst diese Landschaft (SUZUKI 1964). Es handelt sich über weite Flächen hin um Sekundärwälder, wie ihr Aufbau aus Stockausschlägen beweist; überall auch bemerkt man das Vordringen der Nadelholz-freudigen Forstwirtschaft in noch erhaltene Urwälder; aber der "Gehölz-Pelz" ist doch noch kaum "zerfressen", und er setzt sich als Krummholz bis in die alpine Stufe fort (Photo 1).

Der Grund für diesen Gegensatz zu Europa liegt letztlich in der japanischen Geisteshaltung und Religion: Der Buddhismus verbietet das Töten, auch das von Tieren. Zwar ist es dem Menschen nicht möglich, dieses Verbot strikt zu befolgen; doch führte es dazu, daß bis zur "Öffnung" Japans, seit dem letzten Drittel des letzten Jahrhunderts keine warmblütigen Vierfüßler als Fleischlieferanten gehalten wurden. Man benötigte Rinder als Zugtiere und Pferde als Reittiere für den Adel und die Kriegsführung. Über die Ernährung der Haustiere ist im einzelnen recht wenig Gesichertes bekannt, wie SCHWIND (II/1981) ausführt; doch darf als sicher gelten, weil bis in die jüngste Zeit beobachtbar, daß in Siedlungsnähe Waldweide stattfand. Diese scheint sich jedoch auf relativ kleine Flächen beschränkt zu haben und keinesfalls zu einer ökologisch derart tiefgreifenden Prägung von Wald und Landschaft geführt zu haben wie in Europa.

Eine Parallele zur Almwirtschaft fehlte völlig! Der "Zangengriff", dem die Wälder der europäischen Alpen ausgesetzt waren, durch Rodung vom Tal höhenwärts ebenso wie von der natürlichen subalpinen Kampfzone des Waldes talwärts, blieb den japanischen Gebirgswäldern erspart. So schien es uns spannend, der Struktur an der natürlichen Waldgrenze nachzuspüren. Dabei konzentrierten wir uns in der Kürze der Zeit auf das Kiefern-Krummholz, welches in Japan von *Pinus pumila* aufgebaut wird und das als Formation seine uns vertraute Entsprechung im Latschengebüsch mit *Pinus mugo* findet.

Im Anschluß an die Exkursion der IVV (1.-16.8.1984), bei der wir kurzfristig Krummholz am Yatsugadake und am Tateyama (Japanische Nordalpen) sahen, ermöglichte uns Freund Akira MIYAWAKI, unter der organisatorischen und wissenschaftlichen Führung von Yukito NAKAMURA einige unvergeßliche Tage im Gebiet des Kitadake (mit 3192 m der zweithöchste Berg Japans, in den Südalpen) und im Naeba-Gebirge nahe dem Japanischen Meer sowie solche mit Dr. Keichi OHNO am Komagatake (Japanische Mittelalpen) zu verbringen (zwischen 35° 40' und

37° 20'); treue Helfer waren uns ferner Yongwon KIM und Kozo KAWANO. Ihnen gilt unser herzlicher Dank!

DIE KRUMMHOLZ-BILDNER

Wir verglichen zunächst qualitativ Wuchs und Lebensweise der beiden Krummholz- (oder Knieholz-) bildenden Arten, der Zwerg-Kiefer, *Pinus pumila* (Pall.) Regel (= *Pinus cembra* var. *pumila* Pall., Dwarf Siberian Pine, Japanese Stone Pine) und der Echten Legföhre, *Pinus mugo* Turra (= *Pinus pumilio* Haenke = *Pinus mugo* ssp. *mugo*). Das Prinzip der echten Krummholz-Bildung - nicht nur des durch Schnee, Steinschlag oder Rutschungen bedingten Säbelwuchses an sich geradschäftiger Stammbildner - liegt ja in der genetisch fixierten Anpassung an Schneeschub. Von Jugend an wachsen die Stämmchen zunächst dem Boden anliegend und dann bogig aufsteigend (prostrat); notwendigerweise damit verbunden ist eine hohe Elastizität der Äste, so daß Schneeblätter und Schnee- oder Steinlawinen über die Pflanzen schadlos hinwegrutschen. Die Auslösung von Lawinen am Ort wird durch die Rauigkeit der Pflanzendecke verringert. So fiel uns die Elastizität von *Pinus pumila* besonders auf; tritt man auf ihre Decken, so meint man, auf einem Trampolin zu federn. Dies war Anlaß für die im folgenden Kapitel dargestellten Messungen.

SCHRÖTER (1926, S. 152) schildert anschaulich die Durchquerung eines auf Dolomitschutt in Graubünden stockenden Knieholzes: "... da versperren sich kreuzende Äste den Weg, da gleitet der Fuß auf glatten, am Boden kriechenden Zweigen, da müssen wir unter den schlangenartig gebogenen Ästen durchkriechen: es ist ein mühsamer Anstieg!.... Hier ein gigantisches Medusenhaupt; Riesenschlangen ringeln sich am Boden, kriechen übereinander, schlüpfen in die Erde, treten wieder heraus, in phantastischen Windungen setzen sie über das Geröll, um schließlich in aufstrebenden Ästen zu enden.... Sie erreichen ein respektables Alter, ein abgehauener Stumpf ließ uns 150 enge Jahresringe zählen."

Das japanische Knieholz läßt sich ähnlich beschreiben. Freilich ist es insgesamt dichter und niedriger; selten und dann in tieferen Lagen werden 2 m Höhe erreicht, während *Pinus mugo* leicht 4 m hoch wird; gegen die Gipfel zu bildet es schließlich eine 30 cm hohe Decke. Es läßt sich kaum durchkriechen. Ist es abgestorben, so sieht man bis zu 10 m lange, silbrige "Riesenschlangen" am Boden kriechen und diesen vor Abtrag schützen, wenn auch nicht mehr mit der vollen Wirksamkeit der intakten Gesellschaft.

Ein ökologisch wesentlicher Unterschied zwischen *Pinus mugo* und *P. pumila* liegt in der Fähigkeit der Zwergkiefer, an den einige Jahre bis Jahrzehnte alten Sprossachsen Wurzeln treiben. Man kann es regelmäßig feststellen, wenn man die liegenden Triebe hochreißt; OKITSU & ITO (1983) bilden in ihrer grundlegenden, uns erst später bekannt gewordenen Arbeit einen Stamm mit Seitenwurzeln ab. Bei der Legföhre fanden wir dies niemals; es wird auch in der Literatur nicht erwähnt. Damit ist eine den Hochstamm-bildenden Kiefern versagte Möglichkeit zur vegetativen Vermehrung gegeben, wo der Aufwuchs aus Samen riskant wird, und - wohl wichtiger - der Erhaltung, wenn durch Stürme Anrisse entstanden und die zentralen Teile einzelner Sträucher vernichtet worden sind. Wir sahen solche erodierten Stellen, an denen nur noch wurzelnde Fronttriebe der Zwergkiefer existierten.

Pinus pumila ist die einzige Art der gesamten Untergattung *Haploxyylon*, welche diese Wuchsweise besitzt. SAITO (1983a) zeigte, in dem er außerdem mehrere Merkmale der Zapfen und Samen berücksichtigte, daß *Pinus pumila* die am stärksten evolvierte Art aus diesem Verwandtschaftskreis ist. Es sei erinnert an *Picea abies*, bei der hängende untere Äste, die über lange Zeit frischen Boden berühren, ebenfalls nach einigen Jahrzehnten Wurzel schlagen und ringförmige Klone bilden, denen zumindest an der Waldgrenze populationsbiologische Bedeutung zukommt (KUOCH & AMIET 1970).

Abgesehen von der Wuchsform sind *Pinus pumila* und *P. mugo* morphologisch ihren unmittelbaren Stammarten recht ähnlich. Die Zwerg-Kiefer ist in Nadeln und Zapfen etwas kleiner; sie besitzt 2 subhypodermale Harzgänge gegenüber meist 3 medianen bei *P. cembra* selbst (JAP.FOR.TECHN.ASS. 1968). Gelegentliche Mutation zur Krummholz-Lebensform muß bei *Pinus cembra* auch gegenwärtig noch stattfinden; LÄMMERMAYR (1932, 1933) untersuchte "Legzirben", die einzeln oder in Gruppen in den Schweizer und österreichischen Alpen wachsen (er nennt rund 20 Orte). Damit sind nicht die durch Verletzung modifikativ entstandenen Krüppelpflanzen gemeint, sondern (jedenfalls heute nach seinen Befunden so zu beurteilende) Mutanten mit niederliegend-aufsteigendem, ein- oder mehrstämmigem Wuchs.

Gemäß ihrer Abstammung unterscheiden sich die beiden Kiefern in der Benadelung: den 2 dunkelgrünen des *montana*-Aggregates stehen die Fünferbüschel von *Pinus cembra* s.l. gegenüber (wir fanden bei *Pinus pumila* mehrfach bis zu 8 am Kurztrieb). Infolge der stärkeren Wachsstreifen kann bei geeignetem Sonnenstand die japanische Hochgebirgslandschaft silbrig schimmern, ein Gegensatz zum stets düsteren Grün des europäischen Latschengürtels. Das Alter der Nadeln wird für *P. mugo* mit 5-10 Jahren angegeben (SCHRÖTER 1926); heute ist es in Gebieten, wo das Waldsterben auch auf Krummholz übergreift, z.B. im oberen Lechtal, natürlich weit geringer. Für *Pinus pumila* stellten wir meist 5-7 Jahre fest. Der Zuwachs der Ästchen liegt nach SANO et al. (1977) bei 1-3 cm/a, bei uns ergaben sich 2,5 cm + 0,4 am Komagatake (2880 m), 4,8 cm ± 0,5 ebd. (2610 m), 7,8 cm + 0,4 auf der Naeba-Hochfläche (1960 m). Die genannten Autoren stellen über Jahrzehnte hin eine klare Korrelation zum Temperaturgang (Jahresmitteltemperaturen) fest. Wir fanden in verschiedenen Gebieten, daß der drittletzte, also der 1981 angelegte, im kühlen Sommer 1982 herangewachsene Nadeljahrgang um 1-2 cm kürzer war als normal, daß also auch die Nadellänge ein "Thermometer" sein kann.

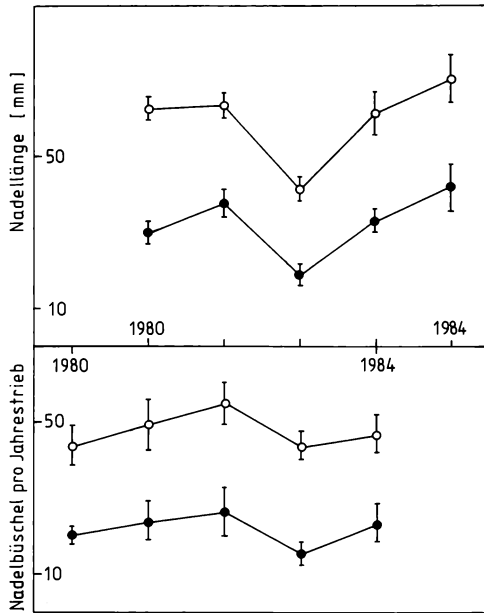


Abb. 1: Nadellänge und Anzahl der Nadelbüschel an den Jahrestrieben 1980-1984 bei *Pinus pumila*. O Komagatake 2600 m, ● Komagatake 2800 m.

Die in Abb. 1 wiedergegebenen Daten stammen von Material aus zwei verschiedenen Höhenlagen (2880 m bzw. 2610 m) des Komagatake. Es ist aus der um ein Jahr versetzten Darstellung der Anzahl von Nadelbüscheln pro Jahrestrieb klar ersichtlich, daß derart ungünstige Jahre in beiden Höhenlagen deutliche Auswirkungen auf die Anzahl der Blattanlagen des folgenden Jahrestriebes haben; denn es besteht eine auffällige Parallelität zwischen der Nadellänge und der im nächsten Jahr erscheinenden Anzahl von Nadelbüscheln.

Grundsätzlich verschieden ist die Ausbreitung der zwei Krummholz-Bildner: Die Legföhre ist Windwanderer geblieben; die Arve hat eine Koevolution mit dem sie ausbreitenden und von ihr lebenden Tannenhäher (*Nucifraga caryocactes* (L.)) durchlaufen, wie es z.B. MATTES (1982) für die Alpen fesselnd schildert. In Sibirien und weiten Teilen Ostasiens lebt eine eigene Unterart, der Schlankschnäblige Tannenhäher (*N.e. macrorhynchos* C.L. Brehm), von welchem in Japan wiederum eine relativ dickschnäblige Rasse vorkommt (H. MATTES,¹⁾ freundl. briefl. Mitt.). Zwar ist uns die russische Literatur fast

1) Herr Dr. MATTES, Münster/Westf., sandte uns auch neueste Literatur, wofür wir ihm an dieser Stelle nochmals herzlich danken.

unbekannt, doch weisen neben der morphologischen Ähnlichkeit einige Mitteilungen verschiedener Autoren (z.B. JAHN 1944, GROTE 1947, REIMERS 1959) auf die Ähnlichkeit der Lebensweise der asiatischen Unterart hin. Es ist ein Waldvogel, der zuweilen auch die Krummholzstufe aufsucht und im Winter in seiner Heimat umherstreift, gelegentlich in Scharen in Europa auftaucht. Er sammelt und versteckt Arven-Samen, mit denen er sich und seine Jungen ernährt.

NAKAGOSHI & SOGA (1981) stellen die absolute Dominanz von endozoochoren Pflanzenarten im Zwergkiefern-Krummholz (*Vaccinio-Pinetum pumilae*) und demgemäß das hohe Gewicht der dortigen Diasporen heraus; ihre Aussage, daß diese - und damit auch *Pinus pumila* - im dunklen Bestände keimten, gilt wohl nicht allgemein. Jedenfalls fanden wir nie junge Kiefern unter ihren Eltern. Da die Samen auch vor einer erfolgreichen Keimung aus dem geschlossen bleibenden Zapfen befreit werden müssen (SAITO 1983b), wäre dies nur möglich, wenn der Tannenhäher selbst (was ethologisch unwahrscheinlich ist) oder wenn Nagetiere (am ehesten *Eutamias*, der Burunduk) hier Lager eingerichtet hätten.

Dagegen entdeckten wir Verjüngung unter eben den gleichen Bedingungen, wie sie für die Arve in den Alpen bekannt sind! Im Naeba-Gebirge bei 1960 m NN auf einer teilweise anmoorigen Hochebene, wo der stufengemäße *Abies mariesii*-Nadelwald durch 10 m hohe Schneedecken ferngehalten wird, aber *Pinus pumila*-Krummholz (mit *Sasa kurilensis*) fleckweise vorkommt (Photo 2), fanden wir - übrigens vom Rätschen des Hähers begrüßt - im freien Gelände 5 Trupps von Jungzirben (und eine einzelne), je aus 2 bis 8 Einzelpflanzen, deren Alter wir mit 8 oder 9 Jahren bestimmten (Zählung der Triebjahrgänge) (Photos 3, 4). Sie stammten offenbar aus einem einzigen Jahr und hatten Längen bis zu 20 cm erreicht. Sie wuchsen teils auf torfigem, teils auf mineralischem Boden; die Samen waren - wie es der Tannenhäher zu tun pflegt - in unmittelbarer Nähe oder bis maximal 3 m entfernt von Blöcken, die als Landmarken dienen, gesteckt.

Das mit ziemlicher Sicherheit gleiche Alter der Gruppen läßt darauf schließen, daß es selbst in dieser niedrigen Lage nur selten zur Zapfenbildung kommt; dafür spricht auch, daß wir in den Hochlagen überhaupt keine Zapfen fanden, in tiefen nur an wenigen Stellen. Selbst wenn man unterstellt, daß der Tannenhäher auch unreife Zapfen abreißt und deren Schuppenbasen verzehrt (GROTE 1947) und daß Nagetiere die (übrigens schon im 2. Jahre reifen) Zapfen so rasch ernten sollen, daß man sie selten entdecke (JFTA 1968), ist die Gleichaltrigkeit



Photo 2: *Vaccinio-Pinetum pumilae* mit *Sasa kurilensis* auf der anmoorigen Hochfläche des Naeba-Gebirges, 1960 m NN; im Kontakt: *Abietetum veitchio-mariesii* (Präf. Nagano).



Photo 3: Ein Trupp von 8 jungen Zwerg-Kiefern, vom Tannenhäher gesteckt. Naeba-Hochfläche (wie Photo 2), 1960 m NN.



Photo 4: An den Stämmchen der jungen Zwerg-Kiefern läßt sich ein Alter von 8-9 Jahren und ein durchschnittlicher Zuwachs von rund 2 cm ablesen. Naeba-Hochfläche (wie Photo 2), 1960 m NN.

anders nicht zwanglos zu erklären. Dieser Befund widerspricht allerdings dem von OKITSU & ITO (1983) von Hokkaido, deren Fig. 8 eine von 1-10 Jahren ununterbrochene Verjüngung darstellt; die von 11-25 Jahren auftretenden Lücken scheinen auf natürlichen Schwund zurückzugehen. Allerdings könnte das Sämlingsmaximum bei 2 und 3 Jahren auf 2 Jahre ungewöhnlich hoher Samenproduktion hinweisen und damit ebenfalls auf starke Schwankungen.

SAITO (1983b) berichtete von Hokkaido über das Stecken von Nüssen durch den Tannenhäher. Er fand Trupps von maximal 23 Pflanzen, 1 bis 3 Jahre alt, in einem 3 bis 7,6 m breiten, streifenförmigen Schlag entlang einer Straße im subalpinen Waldgürtel, also unter typischen Häher-Bedingungen. OKITSU & ITO bilden einen kleinen Trupp "in a mat of Lichens, *Loiseleuria procumbens* and *Diapensia lapponica*" ab.

Da keiner der Autoren pflanzensoziologische Aufnahmen vorlegt, die darüber hinaus Aufschluß über die Vegetation an den Verjüngungsorten gäben, teilen wir die unsrigen hier mit.

Aufn. 1: *Pinus pumila*-Verjüngung in einem *Faurio-Caricetum blepharicarpae*. 2.9.1984. Naeba-Gebirge, Hochfläche. 1960 m NN. Auf Torf (Anmoor). NO 10°. 1 x 2 m².

Deck. 90%, 1% Kryptogamen. Höhe 15 cm.

+2 <i>Pinus pumila</i> (20 cm)	+2 <i>Lycopodium clavatum</i> var. <i>robustius</i>
2.3 <i>Carex blepharicarpa</i>	+2 <i>Fauria crista-galli</i>
2.2 <i>Shortia soldanelloides</i>	+2 <i>Vaccinium ovalifolium</i>
1.2 <i>Gaultheria ovalifolia</i> ssp. <i>adenothrix</i>	+2 <i>Coptis trifolia</i>
1.2 <i>Vaccinium uliginosum</i>	+2 <i>Drosera rotundifolia</i>
1.2 <i>Geum pentapetalum</i>	+2 <i>Narthecium asiaticum</i>
1.2 <i>Lycopodium annotinum</i> var. <i>acrifolium</i>	+2 <i>Solidago virgaurea</i> var. <i>leiocarpa</i>
1.2 <i>Phyllodoce alpina</i>	+2 <i>Tofieldia glutinosa</i> ssp. <i>japonica</i>
1.2 ^o <i>Sasa kurilensis</i>	+1 <i>Gentiana makinoi</i>
1.1 <i>Lycopodium sitchense</i> var. <i>nikoense</i>	+1 <i>Alethris foliata</i>
+1 <i>Abies mariesii</i>	+2 <i>Cladonia rangiferina</i>
	div. Moose

Aufn. 2: *Pinus pumila*-Verjüngung in der Nähe von Aufn. 1, Mineralboden. S 25°. 1 x 1 m².

Deck. 80%, 1% Kryptogamen. Höhe 20 cm.

+2 <i>Pinus pumila</i>	1.1 <i>Vaccinium ovalifolium</i>
2.3 <i>Moliniopsis japonica</i>	+2 <i>Carex blepharicarpa</i>
2.2 <i>Vaccinium uliginosum</i>	+2 <i>Geum pentapetalum</i>
2.2 ^o <i>Sasa kurilensis</i>	+2 <i>Alethris foliata</i>
1.2 <i>Gaultheria ovalifolia</i>	+2 <i>Lycopodium sitchense</i> var. <i>nikoense</i>
1.2 <i>Shortia soldanelloides</i>	+2 <i>Cladonia rangiferina</i>
	div. Moose

Aufn. 3: *Sasa*-Variante des *Vaccinio-Pinetum pumilae*, *Sasa* im Eindringen begriffen, in der Nähe von Aufn. 1. Eben, Anmoor.

Deck. 90%, Höhe der Str. ca. 1 m, der K. 0,4 m.

4.4 <i>Pinus pumila</i>	+2 <i>Sorbus commixta</i>
5.5 <i>Sasa kurilensis</i>	+2 <i>Carex blepharicarpa</i>
1.2 <i>Coptis trifolia</i>	+2 <i>Shortia soldanelloides</i>
+1 <i>Abies mariesii</i> (Jungpfl.)	+1 <i>Alethris foliata</i>

Aufn. 1 und 2 geben ein *Faurio-Caricetum blepharicarpae* und ein Fragment dessen wieder. Eben diese Gesellschaft wird von SUZUKI (1964) als Glied in der Sukzession einer Torfserie aufgefaßt, die vom entwässerten Moorboden über ein Stadium mit *Sasa kurilensis* und darauf mit *Pinus pumila* ablaufe; die Zwergkiefer bilde dann sauren Auflagehumus und ziehe Vaccinien nach; es entwickle sich so die *Sasa kurilensis*-Variante des *Vaccinio-Pinetum pumilae rubetosum pedati*. Eine solche Gesellschaft fanden auch wir in der Tat angrenzend (Aufn. 3). Doch kann sich nach unseren Beobachtungen *Pinus pumila* nur ansiedeln, wenn die Konkurrenz durch die dichtwüchsige *Sasa* fehlt, sei es, daß der Zwerg-Bambus noch nicht auf vegetativem Wege vorgedrungen ist, sei es, daß er infolge seines bekannten Zyklus von 50 bis 70 Jahren gerade flächenhaft abgestorben ist; hierbei dürfte freilich auch das Verhalten des Tannenhähers eine Rolle spielen.

UNTERSUCHUNGEN ZUR BIEGE- UND BRUCHFESTIGKEIT

Nur wenige andere Pflanzengesellschaften werden in ihrer Struktur und Morphologie so deutlich von einem klar erkennbaren, äußeren mechanischen Faktor geprägt wie das Krummholz. Meist vermitteln die Bestände den Eindruck, als sei in den kurzen Sommermonaten lediglich vorübergehend eine bedrückende Last von ihnen genommen. Unwillkürlich ergänzt der aufmerksame Beobachter in Gedanken das Bild der winterlichen Schneedecke. Mag sein, daß er auch einmal versuchsweise die schräg aufsteigenden Zweige gegen den Boden drückt, um sich so eine ungefähre Vorstellung von der Widerstandskraft und der Biegefähigkeit der Zweige zu verschaffen. Dabei wird er sowohl bei *Pinus mugo* als auch bei *P. pumila* schnell zur Feststellung gelangen, daß die Festigkeit (genauer: die Biegesteifigkeit) der Triebe entgegen einer zunächst vielleicht gehegten Vermutung recht hoch ist, andererseits aber die ausgeprägte Biegetoleranz das Abbrechen von Zweigen fast unmöglich macht. Jüngere, noch nicht allzu stark verholzte Triebe lassen sich in beiden Fällen buchstäblich "um den Finger wickeln".

Um diese auffällige mechanische Übereinstimmung genauer zu fassen, haben wir an beiden Arten eine Reihe von Biegeversuchen durchgeführt. Dabei wurde mit einer Federwaage an festeingespannten Zweigen diejenige Kraft ermittelt, die bei einem 100 mm langen Abschnitt zur Auslenkung um 10 mm erforderlich war. Die Ergebnisse dieser Messungen sind in den Abb. 2 und 3 dargestellt. Die Auslenkungskraft F ist der Mittelwert zwischen Rechts- und Linksauslenkung, als Durchmesser ist der Mittelwert zwischen der Dicke an der Stelle der Einspannung und der Dicke am Ansatzpunkt der Federwaage (Distanz 100 mm) wiedergegeben.

Abb. 2 zeigt die Resultate bei *Pinus mugo*. Das Material stammt aus den Lechtaler Alpen und zwar aus der subalpinen Stufe (Nähe Formarinsee, 1850 m) und von der Obergrenze des Vorkommens (Nähe Johannis-Wanne, 2050 m). Aus der Darstellung ist zu entnehmen, daß besonders die älteren (dickeren) Zweigabschnitte der beiden Herkünfte sich deutlich unterscheiden. In der schneereicheren Hochlage nimmt mit zunehmender Erstarkung die Biegesteifigkeit der Äste nicht in der gleichen Weise zu wie in der tiefer gelegenen Waldstufe. Spätere Untersuchungen müssen zeigen, ob dies Ausdruck einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit ist und welche holzanatomischen Abweichungen Ursache dieses Unterschiedes sind - eine ökologische Deutung der Resultate ist jedenfalls naheliegend.

Abb. 3 zeigt die Ergebnisse bei *Pinus pumila* und *P. cembra*. Erstere wurde in den äußerst schneereichsten Lagen des Naeba-Moores bei knapp 2000 m gesammelt; sie gleicht in ihren mechanischen Eigenschaften ganz auffällig den Hochlagen-Herkünften von *P. mugo*, während *P. cembra* (Lechquellengebiet 1750-1900 m) deutlich steifer ist und sich darum mit den subalpinen Herkünften von *P. mugo* vergleichen läßt.

Wirklichen Aufschluß über die hochgradige Anpassung der Krummholz-Bildner an die Anforderungen ihres Standortes geben jedoch erst Untersuchungen, bei denen das Material bis zur Grenze des Bruchwinkels belastet wird. (Von *Pinus pumila* stand uns für diese Untersuchungen nicht genügend Material zur Verfügung, doch verhält sich nach unserem im Freiland und an wenigen Stichproben im Labor gewonnenen Eindruck die Art auch in dieser Beziehung durchaus ähnlich wie *P. mugo*.) Die Ergebnisse der Bruchfestigkeitsversuche sind mit der Versuchsanordnung in Abb. 4 wiedergegeben.

Der auf zwei im Abstand von 100 mm fixierten Rollen gelagerte Astabschnitt wird in der Mitte von einer dritten Rolle gebogen und schließlich geknickt oder durchgebrochen, wenn der Bruch bis zum Grenzwinkel unserer Apparatur von 75° (maximale Auslenkung) tatsächlich erreicht wird. Der Winkel α in der Abb. 4 repräsentiert also den Bruch- bzw. Biegewinkel zwischen den beiden Astschenkeln (Anfangswinkel 180°) und zeigt den Wert der maximalen Durchbiegung.

Während bei *Pinus cembra* die ersten Brüche schon bei 8 mm starken Trieben zu verzeichnen sind und dann ein weitgehend linearer Zusammenhang zwischen der Astdicke und dem Bruchwinkel festzustellen ist, verhält sich *Pinus mugo* ganz anders. Hier lassen sich erst bei wesentlich dickeren Zweigen und starker Durchbiegung Astbrüche erreichen. Es ist unverkennbar, daß auch in diesem Fall die Hochlagen-Herkunft eine wesentlich geringere Bruchneigung erkennen läßt als die Pflanzen aus der Waldstufe. Damit wird deutlich, daß die Überlegenheit des Krummholzes im Vergleich zur stammbildenden Arve weniger in der unterschiedlichen Biegesteifigkeit zu suchen ist, als vielmehr in der ungleich höheren Biegetoleranz seiner zähelastischen Zweige. Möglicherweise ist dieses Verhalten die Ursache dafür, daß wir auf unseren Exkursionen kaum einmal regelrechte Astbrüche feststellen konnten; allerdings

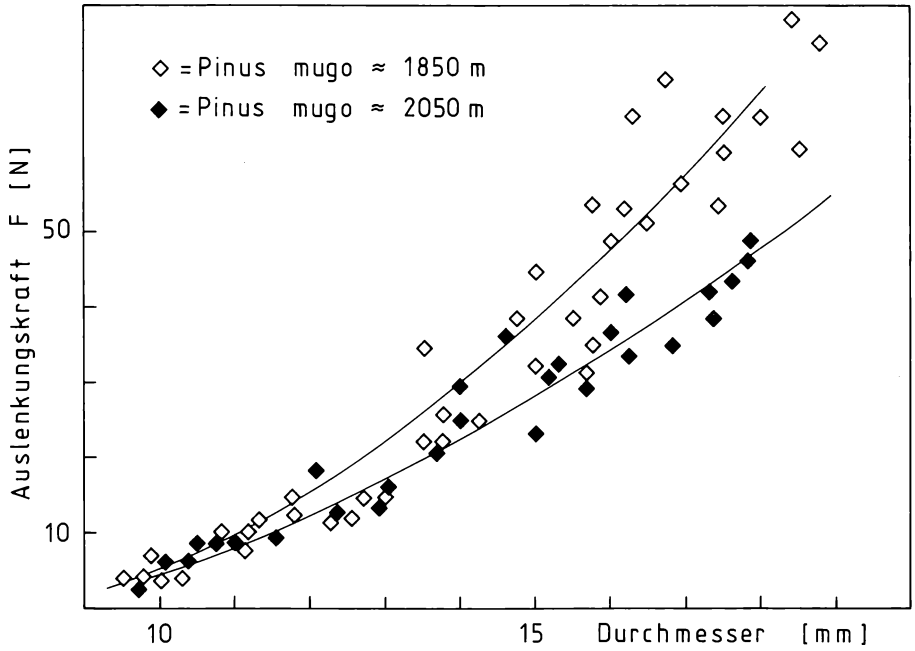


Abb. 2: Biegesteifigkeit der Äste von *Pinus mugo* in Abhängigkeit vom Durchmesser. Dargestellt ist die Kraft F , die bei einem 100 mm langen Astabschnitt eine Auslenkung um 10 mm zur Folge hat.

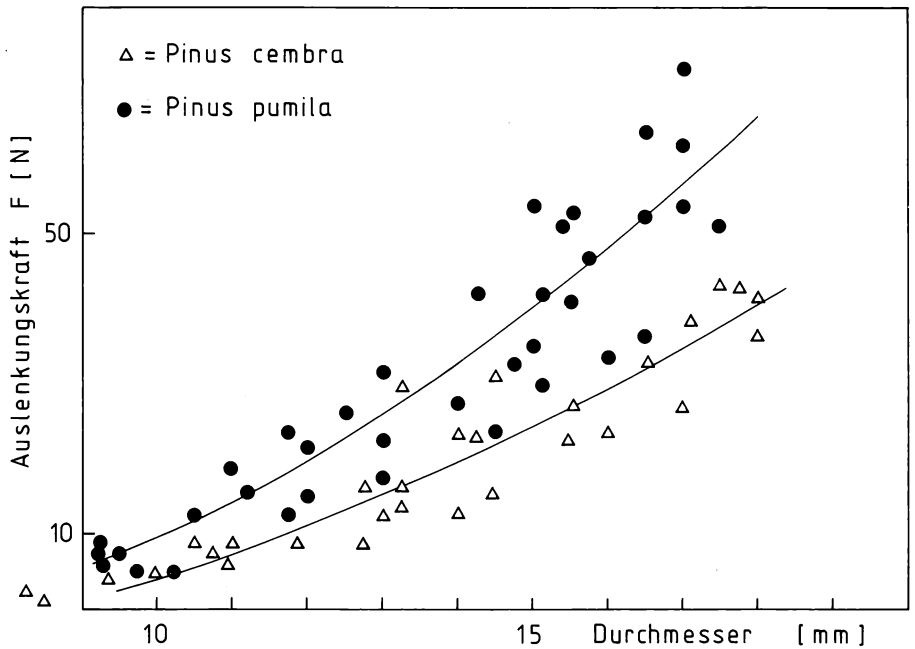


Abb. 3: Biegesteifigkeit der Äste von *Pinus pumila* und *P. cembra* in Abhängigkeit vom Durchmesser. Vgl. Abb. 2.

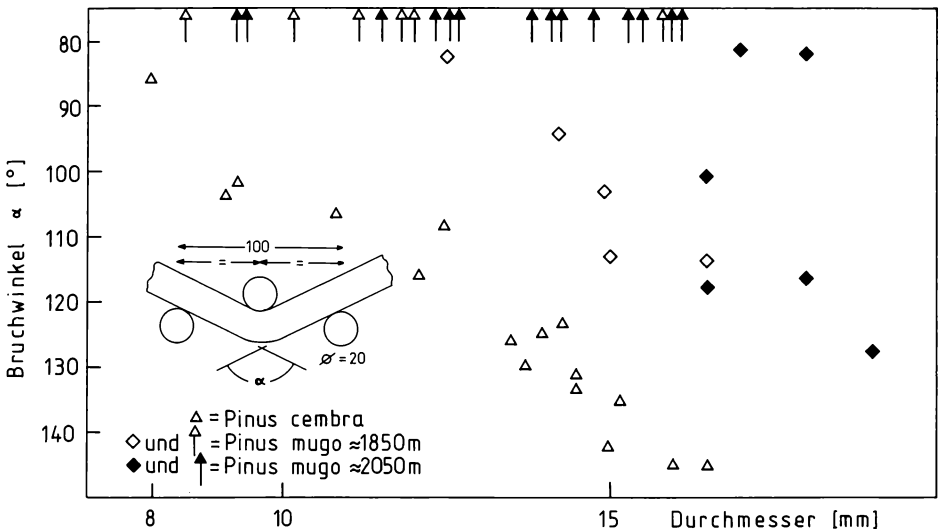


Abb. 4: Bruchwinkel von *Pinus cembra* und *P. mugo* in Abhängigkeit vom Durchmesser.
Die Pfeile markieren jene Fälle, in denen bis zur maximal möglichen Durchbiegung noch kein Bruch eingetreten war.

sahen wir häufig an *Betula ermanii*, gelegentlich auch an *Pinus pumila* die von WINKLER (1925) an Lärchen, Arven und Fichten und von WAKABAYASHI (1975) an *Cryptomeria japonica* beschriebene Längsspaltung der Stammbasis.

PFLANZENSOZIOLOGIE DES KIEFERN-KRUMMHOLZES IN JAPAN UND EUROPA

In beiden Gebieten gibt es Krummholz-Gürtel, kann die Formation also landschaftsbestimmend sein; in beiden gibt es auch aus Laubhölzern, voran *Alnus (viridis bzw. maximowiczii)*, aufgebaute Knieholz-Gesellschaften, die aber bei weitem nicht die Bedeutung erlangen und hier nicht betrachtet werden. Das Kiefern-Krummholz ist trotz seiner potentiell riesigen Ausdehnung nur je einer einzigen Assoziation zuzuordnen: dem *Vaccinio-Pinetum pumilae* Maeda et Shimazaki 1951 bzw. dem *Rhododendro-Mugetum* Br.-Bl. 1939 em. Oberd. 1957 (*Erico-Rhododendretum hirsuti*), was seine Einheitlichkeit belegt.

Die aktuelle Ausdehnung entspricht in den Japanischen Alpen noch weithin der potentiellen, jedenfalls in sehr viel höherem Maße als in Europa, wenn auch KOBAYASHI (1971) seine Zerstörung durch die "Touristen-Industrie" beklagt. Es bildet eine die Berge einhüllende Decke, ein nahezu geschlossenes Band, wenn man von den wenigen Bergpfaden und bescheidenen Wanderhütten absieht; erst am oberen Ausklang gegen die sturmtostenden Gipfel franst es gleichsam aus, wird die Decke löcherig (Photos 5, 6). Diese Grenzstandorte werden uns Auskunft über die ökologische Spannweite geben.

Ähnlich muß es vor dem Eingriff des Menschen auch in den Kalkgebieten der Ostalpen und angrenzenden dinarischen Gebirge gewesen sein, der Heimat des *Rhododendro-Mugetum*. Heute sind geschlossene Latschenbestände von einigen Quadratkilometern Größe, wie SMETTAN (1982) einen aus dem Tiroler Kaisergebirge abbildet, die Ausnahme. Rodung und Brand zur Gewinnung von Weideflächen und Schlag zur Gewinnung von Brennholz für die Almen haben zur Auflösung in Inseln, Streifen oder von Rasennetzen durchzogene Hangbestände geführt.

Das Muster innerhalb der Stufe ist nicht ohne Gesetzmäßigkeit, doch ist diese vom Menschen bestimmt: Zur Weide geeignete Verebnungen mit etwas gründigeren Böden sind bevorzugt gerodet worden, an den Kanten von Steilabfällen sicherte man dagegen gern das Vieh durch einen Latschenstreifen gegen den Abwurf. Durch die eiszeitlichen Vergletscherungen und damit verbundenen Hobelprozesse sind in den europäischen Alpen ausgedehntere ebene Flächen entstanden, welche ihrerseits wieder die Erschließung für Landwirtschaft und Tourismus erleichterten.



Photo 5: Lange schneebedeckten Mulden fehlt das Krummholz. Am Norikuradake, 2760 m NN (Präf. Gifu).



Photo 6: Gegen die sturmtostenden und damit langfristig aperen Gipfel klingt das Krummholz aus. Ausblick am Norikuradake. 2600 m NN (Präf. Gifu).

Daß die beiden Krummholz-Gürtel nicht in gleicher Meereshöhe liegen, ist selbstverständlich. Wie aber steht es mit der relativen Höhe? In Japan wird die Stufe des *Vaccinio-Pinetum pumilae* von manchen Autoren noch als subalpin oder ähnlich bezeichnet (z.B. HÄMET-AHTI et al. 1974); meist aber läßt man mit dem Krummholz, das sich physiognomisch scharf gegen die Stammwälder absetzt, die alpine Stufe beginnen. Eine Aufspaltung in einen unteren, subalpin zu nennenden Streifen und einen oberen, eigentlich alpinen, wie das in Europa möglich ist (s.u.), wäre sigmasozioologisch zu prüfen. Der Schwerpunkt des *Vaccinium-Pinetum* liegt in den Japanischen Alpen zwischen etwa 2400 und 2700 m NN. SCHWIND (1967) gibt an, die Baumgrenze liege bei 2300 bis 2750 m NN; wir sahen sie am Kitadake bei 2700 m NN, am Komagatake bei 2600 m NN; das Krummholz erreicht hier in geschlossener Form etwa 3000 m NN. Gegen Norden sinkt die Untergrenze auf 1200 m NN auf Hokkaido und auf den Kurilen gar auf Meereshöhe. Gewiß gibt es lokale Depressionen; die Paßfurche des Yatsugadake mit 2140 m NN kleidet z.B. ein *Vaccinio-Pinetum pumilae* auf Felsblöcken aus, während das *Abietetum veitchio-mariesii* an den Flanken hochgreift. Die Aufnahmen in MIYAWAKI (1979) reichen von 1450 m NN (allerdings aus einem Serpentin-Gebiet stammend!) bis 3036 m NN. An klimatischen Messungen fehlt es für die Hochlagen; man wird, den bei SCHWIND wiedergegebenen Karten folgend, mit 2000-3000 mm Niederschlag rechnen können. Besser als durch Hüttenwerte werden die Temperaturverhältnisse durch Streifenböden und Steinringe charakterisiert (Photo 7); diese periglazialen Bildungen sprechen klar für eine Zuordnung zur alpinen Stufe.

In Europa läßt man die alpine Stufe mit der Baumgrenze beginnen, deren Definition zwar nicht ganz einheitlich ist, aber zweckmäßigerweise, so auch von ELLENBERG (1982), bei der mittleren Schneehöhe des Gebietes, also in den Alpen bei etwa 2 m Höhe der Gehölze, angesetzt wird. Wie WILMANN & EBERT (1974) für das obere Lechtal zeigten, hat das Krummholz selbst, das *Rhododendro-Muretum*, in seinem unteren Teil noch Waldcharakter, wenn man nicht nur geschlossene Gehölze mit Hochstämmen darunter verstehen will. So sind in diesem Gebiet die untere Grenze bei etwa 1850 m NN, die Waldgrenze (Baumgrenze) bei etwa 2000 m NN, die obere Krummholzgrenze bei etwa 2150 m NN anzusetzen. Bis 2000 m sind einzelne Fichten eingestreut; hier wird auch eine Tieflagen-Diffe-



Photo 7: Auf etwas feinerdereicherem Boden zwischen den Steinstreifen der Strukturböden halten sich letzte Vorposten des *Vaccinio-Pinetum pumilae* und die Zwergstrauchdecken des *Arctericco-Loiseleurietum procumbentis*. Auf dem Yari-gatake, 2770 m NN (Kitaazumi-gun, Präf. Nagano).

rentialartengruppe von einer solchen für die Hochlagen abgelöst. Wenn man im *Vaccinio-Pinetum pumilae* jedoch noch einzelne Individuen von *Abies mariesii* oder *Tsuga diversifolia* findet, so sind es ausgesprochene Krüppelformen, von Frosttrocknis gezeichnet. (Daß die Aufnahmen des *Rhododendro-Mugetum* von EBERT (1965) aus dem Lechtal von 1650 bis 2235 m NN stammen, die AICHINGERS (1933) aus den Karawanken von 1000 bis 1900 m NN, die SMETTANS (1982) aus dem Kaisergebirge von 1140 bis 2000 m NN, also aus dem Bereich natürlicher Hochstammwälder, besagt wenig, weil das *Rhododendro-Mugetum* nach deren Schlag dank seiner stärkeren Weidefestigkeit dort Fläche erobert hat.) Periglaziale Böden sind uns aus dem europäischen Krummholzgürtel nicht bekannt. Dieser Unterschied der relativen Höhenlage entspricht übrigens dem ökologischen Charakter der "Stammarten" (in doppeltem Sinne) von *Pinus montana* s.str. und *P. cembra*.

Die Struktur der Gesellschaften wird durch die Dominanz bestimmter Gestalttypen geprägt. Sie ist in unseren Fällen sehr ähnlich; beide Assoziationen sind im Typus klar dreischichtig: Strauchschicht - zwergrauschreie Krautschicht - Moosschicht. Die Artenzahlen freilich, welche kleinstandörtliche Differenzierungen im Bestande widerspiegeln, unterscheiden sich erheblich: Die mittlere Artenzahl (MAZ) der 105 Aufnahmen aus Nagano (MIYAWAKI 1979) beträgt 13,1, die der 64 Aufnahmen umfassenden Tabelle 10 des *Rhodoro-Pinetum pumilae* (3 Subass.; die Assoziation fällt in die Synonymie) von KOBAYASHI (1971) beträgt 14,2.

Dagegen stehen die 20 Aufnahmen von SMETTAN mit Aufnahmeflächen von (30 bis meist) 100 m² mit 24 Arten, die 77 Aufnahmen von EBERT (1965) mit Flächen- großen von meist 5 bis 20 m² ergeben 34,3, und AICHINGER (1933) nennt eine MAZ von etwa 40! Ursache für die hohen Zahlen ist vor allem die Durchlichtung und das Eindringen von Rasenpflanzen der im Kontakt stehenden beweideten Rasen; es liegt Vicinismus sensu NORDHAGEN vor. Man bringt in solchen durchsetzten Beständen ohne Willkür nur sehr selten "reine" Aufnahmen zustande. So treten *Carex firma*, *Festuca pumila*, *Sesleria varia*, *Aster bellidiastrum*, *Solidago virgaurea*, *Valeriana montana*, *Carex sempervirens*, *Carduus defloratus* und viele andere hinzu (vgl. Tabelle bei WILMANN & EBERT 1974). Der Kern beider Assoziationen hat jedoch große Ähnlichkeit, besonders in den bodensauren Ausbildungen.

Das *Vaccinio-Pinetum pumilae* ist in der japanischen Literatur oft und mit hunderten von Aufnahmen beschrieben worden (Zusammenstellung bei KOBAYASHI 1971, dessen 4 Assoziationen des *Vaccinton pumilae* üblicherweise nach wie vor als eine einzige Assoziation betrachtet werden; die Berechtigung des hauptsächlich in Sibirien verbreiteten *Ledo-Pinetum pumilae* wäre nochmals zu prüfen).

Sicher ist die separate Stellung des Zwergkiefern-Krummholzes, die sich in der Zuordnung zu einem monotypischen Verband und einer monotypischen Ordnung (*Vaccinio-Pinion*, *Vaccinio-Pinetalia pumilae* Suz.-Tok. 1964) ausdrückt; diese gehören in die *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939. Wir nennen hier, wenn auch ohne syntaxonomische Wertung, wichtige Artengruppen, die den Kern des *Vaccinio-Pinetum pumilae* ausmachen, um einen Vergleich zu ermöglichen.

- | | |
|---|--|
| a. <i>Pinus pumila</i> (AC) | d. <i>Pleurozium schreberi</i>
<i>Hylocomium splendens</i>
<i>Dicranum majus</i>
<i>Dicranum fuscescens</i>
<i>Ptilium crista-castrensis</i>
<i>Bazzania trilobata</i> u.v.a. |
| b. <i>Rhododendron aureum</i> (AC)
<i>Rhododendron brachycarpum</i> (wohl AC)
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
<i>Vaccinium ovalifolium</i>
<i>Vaccinium smallii</i>
<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Vaccinium yatabei</i>
<i>Tripetaleia bracteata</i>
<i>Gaultheria miqueliana</i> | e. <i>Cladonia rangiferina</i>
<i>Cetraria islandica</i>
<i>Cetraria crispa</i>
<i>Cladonia gracilis</i> u.v.a. |
| c. <i>Anemone debilis</i>
<i>Rubus pedatus</i>
<i>Coptis trifolia</i>
<i>Cornus canadensis</i>
<i>Majanthemum dilatatum</i>
<i>Trientalis europaea</i>
<i>Streptopus streptopodioides</i>
<i>Lycopodium annotinum</i> | |

Es fällt die große Zahl von Ericaceen-Zwergsträuchern auf (b), ferner die holarktischer Moose saurer Substrate (d); zu ihnen treten regelmäßig einige Kräuter, die teils Krummholz-spezifisch sind, teils auch oder vor allem in den Nadelwäldern leben (c). Allgemeine Anerkennung findet eine windexponierte,

trockenere Flechten-Ausbildung, in der die Gruppe e stärker, Gruppe d schwächer vertreten ist.

Ordnen wir die typischen Arten des *Rhododendro-Mugetum* ebenso (einige syntaxonomische Angaben nach OBERDORFER 1983):

- | | |
|---|---|
| a. <i>Pinus mugo</i> | d. begleitende Rasenpflanzen, besonders der <i>Seslerietea varia</i> |
| b. <i>Rhododendron hirsutum</i> (AC)
<i>Rhododendron ferrugineum</i>
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Erica herbacea</i> (= <i>carnea</i> , OC)
<i>Sorbus chamaemespilus</i> (AC)
<i>Daphne striata</i> (AC)
<i>Polygala chamaebuxus</i> (OC) | e. <i>Dicranum scoparium</i>
<i>Pleurozium schreberi</i>
<i>Hylocomium splendens</i>
<i>Tortella tortuosa</i>
<i>Cetraria islandica</i>
<i>Cladonia arbuscula</i> u.a. |
| c. <i>Carex alba</i> (VC)
<i>Calamagrostis varia</i>
<i>Calamagrostis villosa</i>
<i>Lycopodium annotinum</i>
<i>Homogyne alpina</i>
<i>Luzula sylvatica</i> ssp. <i>sieberi</i>
<i>Melampyrum sylvaticum</i> u.a. | |

Das *Rhododendro-Mugetum* vereint Fichtenwaldarten der *Vaccinio-Piceetalia* der nördlichen Holarktis mit süd- bis mitteleuropäischen Gebirgsarten, die in vollständiger Artenkombination in den Kiefern-Stammwäldern der Alpen und ihres Vorlandes und in den dinarischen Gebieten vorkommen. Es sind, den Angaben bei MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965/1978) zufolge, durchweg Arten, die als submeridional/montan-subalpin + temperat/dealpin bezeichnet werden und die auf Europa beschränkt sind. Einige der Gattungen - so *Erica*, *Coronilla*, *Leontodon*, *Dorycnium* - sind in Japan nicht einheimisch. So wurde denn auch vom nordbalcanischen Raum her durch Ivo HORVAT (1959) die Eigenständigkeit dieser alpinen Kiefernengesellschaften gegenüber den Fichtenwald-Gesellschaften und die Verwandtschaft mit den binnenländischen Kiefernwäldern Südosteuropas erkannt und eine eigene Ordnung und Klasse, die *Erico-Pinetea* Horvat 1959, begründet, deren Kern die *Vaccinio-Piceetea*-Arten fehlen.

Die Grenzstellung des *Rhododendro-Mugetum* selbst hat dazu geführt, daß es bald der einen, bald der anderen Klasse zugeschlagen wird. Wir bewerten die Herkunft der Charakterarten mit OBERDORFER stärker als die vor allem durch Humusanreicherung und Substratversauerung erklärbare Ähnlichkeit mit den *Vaccinio-Piceetea*, wiewohl deren Arten sogar quantitativ überwiegen können.

Vergleicht man - mit aller Vorsicht, aber nicht ohne spekulativen Zug - unsere beiden Krummholzgesellschaften unter historischem Aspekt, so zeigt sich ihre verschiedene Synevolution. Daß circumpolar verbreitete Arten wie *Vaccinium vitis-idaea* und *V. uliginosum*, *Lycopodium annotinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Ptilium crista-castrensis* und andere Kryptogamen aus dem im frühen Tertiär zusammenhängenden arktischen Raume stammen, ist ein naheliegender Schluß; sie dürften von dort in die Gebirge zugewandert, müssen aber nicht unbedingt dort entstanden sein. Zu dieser "Nordgruppe" muß man sicher auch *Pinus pumila* und andere Arten rechnen, die selbst oder deren enge Verwandte riesige, wenn auch nicht circumpolare Areale einnehmen: *Vaccinium ovalifolium*, *Majanthemum dilatatum*, *Streptopus streptopodoides*, *Cornus canadensis*, *Tripetaleia bracteata*, *Gaultheria miqueliana*. Zu diesen gesellten sich in Europa Arten, die im Alpen-Bereich, wo nicht ihre Entstehung, so doch ihr Erhaltungszentrum hatten und haben; HORVAT (1959) sieht dieses vor allem im slowenisch-westserbischen Gebirgsland. *Pinus mugo* gehört zu dieser "Südgruppe" und ebenso die Gruppe der *Erico-Pinetea*-Charakterarten.

Gab es eine solche "Verschmelzung" historischer Elemente auch in Ostasien? Eine Gattung fällt hier habituell durch ihr lederiges Breitlaub gleichsam heraus: die Rhododendren. MEUSEL, JÄGER & WEINERT (II, 1978) weisen auf die enge Beziehung der *Rhododendroideae* zur Lorbeerwaldvegetation hin; die Gattung *Rhododendron* habe ihren Schwerpunkt denn auch an den feucht-milden Ostseiten der Kontinente. In der Tat ist sie in Japan, über die 4 Arten der alpinen Stufe (SHIMIZU 1983) hinaus, reich entfaltet. Man könnte *Rhododendron aureum* und *R. brachycarpum* als oreophytische Abkömmlinge ehemaliger Lorbeerwaldarten deuten. Damit ließe sich auch das merkwürdige, offenbar genetisch fixierte Einrollen der Blätter von *R. brachycarpum* in Einklang bringen; wir beobachteten es sogar unmittelbar nach einem Taifunregen, der mit Sicherheit den Boden mit Wasser gesättigt hatte. Ob es wirklich eine Transspirationsverringerung bewirkt, ist noch zu prüfen. Letzte Reste einer "Lorbeerwald-Kon-

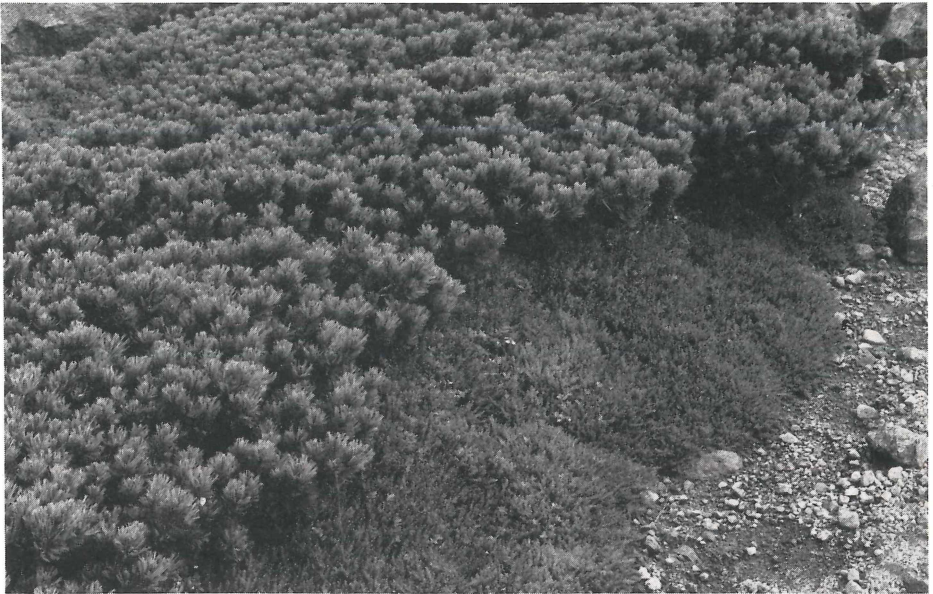


Photo 8: Zwergmantel des *Arctérico-Loiseleurietum*, Facies von *Empetrum nigrum* am Ontake, 2800 m NN (Präf. Nagano).

stitution" könnte man auch in der Schneeschutz-Bedürftigkeit der alpinen Rhododendren sehen.

Die weitgehende Geschlossenheit des *Vaccinio-Pinetum pumilae*, jedenfalls in den unteren Lagen, bringt eine sehr viel weitergehende kleinstandörtliche Homogenität mit sich, als sie das *Rhododendro-Mugetum* besitzt. Umso eher fallen an gestörten Stellen Randstrukturen ins Auge, die wir "Zwergmäntel" nennen wollen (Photo 8). Wir fanden sie einerseits an den schmalen Bergpfaden, andererseits am Rande der Erosionsflächen am Komagatake, einem Granit-Gebiet, wo das Krummholz offenbar als Brennholz geschlagen worden ist. Erst einmal vom Menschen aufgerissen, wird es weiter "angenagt" von den Stürmen; dank der geschilderten Triebbewurzelung hält sich die Zwerg-Kiefer zäh. Umso deutlicher sieht man ihre bodenschützende Wirkung: Unter dem Krummholz ist ein klarer Eisenpodsol entwickelt, wie man randlich direkt ablesen kann; dann werden der humose A-Horizont, später der Eluvial- und Teile des B-Horizontes vom Winde weggerissen; vom rostfarbenen B-Horizont, der schon von Steinen durchsetzt sein kann, bleiben Reste erhalten, wenn die Steine ein schützendes Pflaster gebildet haben. Auf diesem ist als Kontakt am Komagatake das *Leontopodium shinanensis*, eine *Kobresietea*-Gesellschaft, entwickelt. In diese lückigen Bestände eingesprengt findet man nicht selten Horste von *Stellaria nipponica* als Schuttpflanze sie ist ein echter Pionier, der ohne Rest-Horizont aufkommt. Horste von *Carex stenantha* u.a. dagegen sind letzte Inseln der vorherigen Vegetation, die sich ohne Konkurrenten nunmehr trotz des Extremstandortes kräftig entwickeln kann. Deutlicher als hier kann die bodenschützende Wirkung des *Vaccinio-Pinetum pumilae* nicht demonstriert werden!

Wir ordnen die von uns gefundenen Zwergmäntel nach dem Grad ihrer Abweichung vom eigentlichen *Vaccinio-Pinetum*. Am wenigsten weicht der Rand ab, wenn es sich eher um eine "Verlichtung" handelt; nur ohne die übermäßige Licht-Konkurrenz der Zwerg-Kiefer nämlich erreicht *Rhododendron brachycarpum* volle Vitalität, nur dann blüht und fruchtet es. Man mag solche Bestände als Facies des *Vaccinio-Pinetum* fassen. Ein Beispiel bietet Aufn. 4.

Aufn. 4: Paß am Komagatake, 2600 m, 1 - 3 m breiter Streifen; W. 50°; 6 m², Höhe 0,5 m.

Deck. 100%. Kaum Unterwuchs, da dichte Rhododendron-Blattstreu.

2.3	<i>Pinus pumila</i>	1.2	<i>Ptilium crista-castrensis</i>
4.4	<i>Rhododendron brachycarpum</i>	1.2	<i>Dicranum spec.</i>
1.2	<i>Vaccinium smallii</i>		

Deutlich strukturell abgesetzt sind *Vaccinium uliginosum*-Zwergmäntel; das Beispiel der Aufn. 5 ist ein *Arctoo alpini-Vaccinietum uliginosi*; es stand im Kontakt zu einem *Vaccinio-Pinetum rubetosum pedati* (Aufn. 6).

Aufn. 5: Am Kitadake, 2820 m; O 50°; 2 m², Höhe 0,08 m.
Deck. 100%.

5.5	<i>Vaccinium uliginosum</i>	1.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
1.2	<i>Rhododendron aureum</i>	+1	<i>Vaccinium smallii</i>

Aufn. 6: Am Kitadake, 2820 m; O 80°; 4 m², Höhe 50 cm.
Deck. Str. 100%, K. 20%, M. 70%.

Str.	5.5	<i>Pinus pumila</i>	M.	3.3	<i>Hylocomium splendens</i>
	+2	<i>Vaccinium ovalifolium</i>		3.3	<i>Dicranum spec.</i>
	+1	<i>Abies mariesii</i>		2.2	<i>Pleurozium schreberi</i>
	+1	<i>Rhododendron brachycarpum</i>		1.2	<i>Ptilium crista-castrensis</i>
K.	1.2	<i>Rhododendron aureum</i>		1.1	<i>Cladonia spec.</i>
	1.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		1.2	<i>Scapania spec.</i>
	1.2	<i>Vaccinium ovalifolium</i>		+2	<i>Peltigera spec.</i>
	1.2	<i>Lycopodium annotinum</i>			
	+2	<i>Rubus pedatus</i>			
	+2	<i>Cornus canadensis</i>			
	+1	<i>Vaccinium smallii</i>			

Bei starker Windexponiertheit entsteht ein *Empetrum nigrum*-Zwergmantel (Photo 8) (Aufn. 7); er leitet ökologisch über zu einem klaren *Arctericum nanae-Loiseleurietum procumbentis* Ohba ex. Suz.-Tok. 1964 (Photo 9, Aufn. 8), das im Kontakt zum *Vaccinio-Pinetum cetrarietosum* steht (Aufn. 9). In unserem Falle war der Kontakt anthropogenen Ursprungs; ähnlich dürfte er auch an der natürlichen Gränze des Krummholzes beschaffen sein. Die Fig. 23 in MIYAWAKI (1979) dürfte einen Aufriß eines solchen Kontaktes darstellen.

Aufn. 7: Am Komagatake, 2800 m; W 100°; 1,5 m².
Deck. 100%.

4.4	<i>Empetrum nigrum</i> var. <i>japonicum</i>	+2	<i>Shortia soldanelloides</i>
2.3	<i>Loiseleuria procumbens</i>	+2	<i>Lycopodium annotinum</i>
2.3	<i>Rhododendron aureum</i>	+2	<i>Calamagrostis deschampsiioides</i>
2.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	v	<i>Cetraria islandica</i>
1.2	<i>Deschampsia flexuosa</i>	v	<i>Cladonia spec.</i>



Photo 9: Auch in tieferen Lagen kann die Windgeschwindigkeit so hoch sein, daß sich als Zwergmantel eine Windheide, hier das *Arctericum-Loiseleurietum*, entwickelt; am Karamatsudake, 2220 m NN (Präf. Nagano).

Aufn. 8: Am Komagatake, 2800 m; W 15°, Höhe wenige cm. 4 m².
 Deck. 100%. Zwergmantel zu Aufn. 9.

2.3	<i>Arctostaphylos alpina</i>	+2	<i>Festuca ovina</i>
2.2	<i>Loiseleuria procumbens</i>	+2	<i>Euphrasia kisoalpina</i>
2.2	<i>Diapensia lapponica</i>	+1	<i>Campanula chamissonis</i>
2.2	<i>Vaccinium uliginosum</i>	+1	<i>Anemone narcissiflora</i>
1.2	<i>Arctica nana</i>	2.3	<i>Cetraria islandica</i>
1.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2.2	<i>Thamnolia vermicularis</i>
1.2	<i>Calamagrostis deschampsiioides</i>	+2	<i>Cladonia uncialis</i>
1.1	<i>Carex stenantha</i>	+1	<i>Nephroma spec.</i>
1.1	<i>Potentilla matsumurana</i>	+1	<i>Cladonia spec.</i>

Aufn. 9: Am Komagatake, 2800 m; W 15°, Höhe 25 cm.
 Deck. 100%, Str. 100%, K. 15%, M. 20%.

Str.	5.4	<i>Pinus pumila</i>	M.	2.4	<i>Ptilidium ciliare</i>
K.	2.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		2.3	<i>Ptilidium crista-castrensis</i>
	1.3	<i>Rhododendron aureum</i>		2.2	<i>Cetraria islandica</i>
	1.2	<i>Anemone narcissiflora</i>		+2	<i>Scapania spec.</i>
	+2	<i>Empetrum nigrum</i>			
	+2	<i>Calamagrostis deschampsiioides</i>			
	+1	<i>Loiseleuria procumbens</i>			
	+1	<i>Carex stenantha</i>			

Ganz ähnliche "Nachbargesellschaften" des *Vaccinio-Pinetum* beschreiben OKITSU & ITO (1983) aus dem Taisetsu-Gebirge auf Hokkaido; ihre 4 Typen, eine *Empetrum-Rhododendron aureum*-Gesellschaft, eine an Flechten (welchen?) reiche Gesellschaft, ein *Arctico-Loiseleurietum* und eine schwach deckende ("bare ground") Gesellschaft (offenbar Typ 3 an dessen Existenzgrenze) entsprechen, aus ihrer Fig. 15 zu erschließen, zunehmender Windexponiertheit und damit Frosttrocknis-Gefährdung.

Mit geschärftem Blick läßt sich eine ähnliche Zwergmantelstruktur im übrigen auch im europäischen *Rhododendro-Mugetum* erkennen. Die Rhododendren kommen im geschlossenen Bestände nicht zum Fruchten. Wir geben 2 Beispiel-Paare aus den Lechtaler Alpen, wobei wir die syntaxonomische Wertung offenlassen.

Aufn. 10: *Pinus mugo*-Bestand auf Kalkbänken, 2080 m; Exp. S. 5 m²; Höhe bis 1,5 m.
 Deck. 80%, mit totem Geäst fast 100%; K. 1%, M. < 1%. *Herpotrichia*-Befall.

5	<i>Pinus mugo</i>
1.2°	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
+2	<i>Erica herbacea</i>
+2	<i>Vaccinium myrtillus</i> (Schwerpunkt liegt zwischen dichtem Geäst und Zwergmantel)
2m.2	<i>Dicranum scoparium</i>

Aufn. 11: Zwergmantel zu Aufn. 10, am Wege. SSO 30°; Höhe 25 cm. 2,5 m².
 Deck. 95%.

5.4	<i>Rhododendron hirsutum</i> fr.	1.2	<i>Carex sempervirens</i>
2m.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> fr.	1.2	<i>Galium helveticum</i>
2m.2°	<i>Erica herbacea</i>	+2	<i>Sorbus chamaemespilus</i> fr.

mit +2 bzw. +1 *Sesleria varia*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis varia*, *Daphne striata*, *Globularia nudicaulis*, *Chrysanthemum adustum*, *Viola biflora*, *Campanula cochleariifolia*.

Aufn. 12: *Pinus mugo*-Insel auf stark verkarstetem und windexponiertem Buckel, Hauptwindrichtung NW, 2090 m. N 5°; Höhe bis 1 m. 8 m².
 Deck. fast 100%; Str. 90%, K. 5%, M. < 1%.

5.5	<i>Pinus mugo</i>	+1°	<i>Deschampsia flexuosa</i>
2.2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+1°	<i>Sesleria varia</i>
1.2	<i>Vaccinium myrtillus</i>	r	<i>Ligusticum mutellina</i>
+2	<i>Viola biflora</i>	1.2	<i>Hylocomium splendens</i>
+1	<i>Homogyne alpina</i>	1.2	<i>Cetraria islandica</i>
+1	<i>Campanula scheuchzeri</i>	+2	<i>Dicranum scoparium</i>

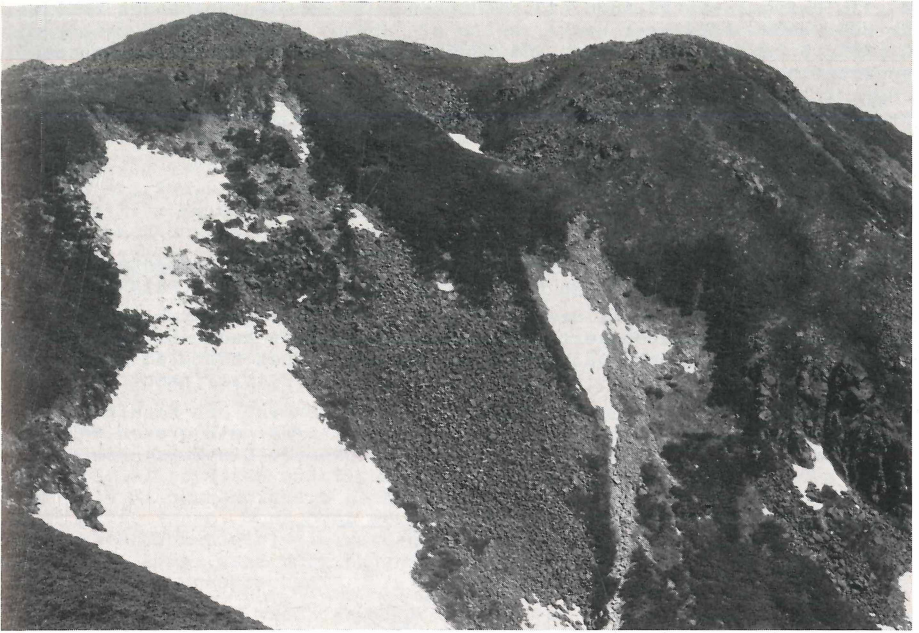


Photo 10: Das Gesellschaftsmosaik der Gipfellagen am Norikuradake, 2600 m NN (Präf. Gifu).



Photo 11: Das Gesellschaftsmosaik mittlerer Lagen am Tateyama, 2600 m NN (Präf. Toyama).

Aufn. 13: Zwergmantel zu Aufn. 12, jedoch nur im Lee des Bestandes entwickelt. SSO 0-10°. 2 m².
 Deck. 98%; Zwergstr. 90%, Moose 40%. Früher stärker von *Pinus mugo* beschattet, diese jetzt absterbend.

4.4	<i>Rhododendron ferrugineum</i> fr.	3.4	<i>Hylocomium splendens</i>
3.3	<i>Vaccinium myrtillus</i> fr.	1.1	<i>Pleurozium schreberi</i>
1.2	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+2	<i>Cetraria islandica</i>
1.1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	+2	<i>Barbilophozia spec.</i>
+1	<i>Ligusticum mutellina</i>	+2	<i>Dicranum scoparium</i>
+1	<i>Gentiana punctata</i>	+1	<i>Polytrichum attenuatum</i>
+1	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		

Unter natürlichen Bedingungen mögen solche *Rhododendron*-Zwergmäntel am Rande von Lawnenbahnen und am oberen Ausklang des Latschengürtels existiert haben.

Über die Synökologie unserer Gesellschaften liegen keine mikroklimatischen und wenige pedologische Meßwerte vor. Eine klare, wenn auch nur "relative" Ökologie läßt sich jedoch aus Geländebeobachtungen, besonders solchen der Kontaktvegetation, ableiten (hierzu vgl. Photos 5,6,9,10,11, Abb. 5).

Für die sturmreichen Hochlagen der Japanischen Alpen ist ein Mosaik von braun-grünen Rasen der *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* mit grauem Fels und Gestein und dunkelgrünen Krummholzflecken bezeichnend. Die Zwerg-Kiefer zieht

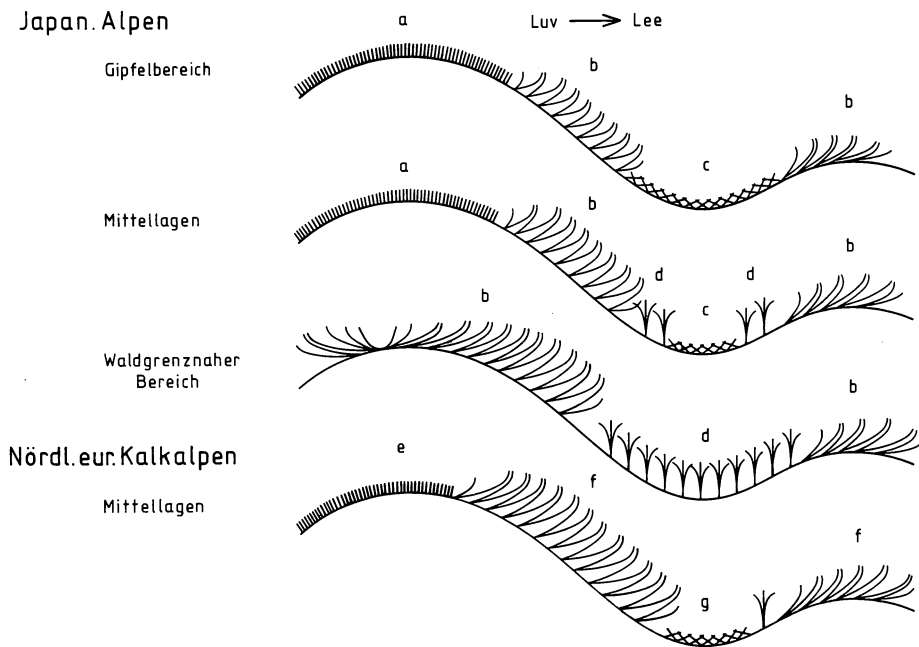


Abb. 5: Schemata der Gesellschaftsmosaik mit Krummholz in den Japanischen und europäischen Alpen.

- a: Windexponierte Rasen der *Kobresietea*, so *Leontopodietum shinanensis* am Komagatake oder *Saussureo-Oxytropidetum japonicae* am Kitadake
- b: Krummholz des *Vaccinio-Pinetum pumilae*
- c: Schneeboden-Gesellschaften der *Harrimanelletea*, hier *Anaphalido-Phyllodoctum aleuticae*
- d: Wiesen mit Hochstauden, zu den *Betulo-Ranunculetea* gestellt, so *Hedysaro-Astragaletum membranaceae* und *Cirsio senjoensis-Angelieetum pubescentis-matsumurae*
- e: Windexponierte Rasen des *Caricetum firmae* (*Seslerietea*) oder des *Elynetum* (*Kobresietea*)
- f: Krummholz des *Rhododendro-Mugetum*
- g: Schneebodengesellschaften der *Salicetea herbaceae*, hier *Rumici-Arabidetum coeruleae*

sich dort in den Schutz von Felsnasen oder leichten Rücken, jedenfalls Windbremsenden Hindernissen, zurück. In sicher lange Zeit schneebedeckten Mulden lösen dagegen Schneetälchen-Gesellschaften der *Harrimanelletea* die Strauchgesellschaft ab; im Spätsommer bestimmen hier die aparten rosa Fruchtschöpfe von *Geum pentapetalum* den Aspekt; schon leichte Senken zeichnen sich durch sie ab. Dies ist auch der Lebensraum des Alpenschneehuhns (*Lagopus muticus japonicus* Clark).

Pinus pumila ist offenbar auf einen gewissen Schneeschutz angewiesen, wobei eine zu stark (wie lange?) verkürzte Vegetationsperiode begrenzend wirkt. Pilzbefall, z.B. durch *Herpotrichia nigra*, fanden wir nicht. Andererseits wirkt Frosttrocknis begrenzend. Wir sahen mehrfach solche Schäden in der Nähe von *Kobresietea*-Rasen. Die Skizzen von OKITSU & ITO (1983) zeigen, daß an der dortigen Untersuchungsstelle *Pinus pumila* im Hochwinter soeben von Schnee überdeckt war, im Frühling aber durchaus in den strahlungsintensivsten Raum hinausragte. Die Empfindlichkeit von *Pinus pumila* ist diesbezüglich deutlich geringer als die von *Abies mariesii*. Ihre Kälteresistenz selbst muß erheblich sein, gibt TIKHOMIROV (1946) sie doch aus Sibirien von -43° (bei 213 mm Jahresniederschlag) an.

Das Verhältnis von Krummholz zu Rasen ändert sich gegen die Waldgrenze hin, wobei noch zu prüfen ist, inwieweit die Höhe über dem Meer oder aber der Höhenabstand von der Gipfelflur entscheidend ist. Hier werden die braunen *Kobresietea*-Gesellschaften spärlicher, das Krummholz nimmt zu an Fläche und Wuchshöhe; die Windabhängigkeit dieser Meßgrößen wiesen OKITSU & ITO (1983) nach. Frischgrüne Rasen, mehr oder weniger reich an Hochstaudeaen, engen den Bereich der Schneetälchen ein; sie werden den *Betulo-Ranunculetea* Ohba 1968, wenn auch nicht immer ganz überzeugend, zugeordnet, welche den europäischen *Betulo-Adenostyletea* entsprechen.

Nahe der Waldgrenze wird das *Vaccinio-Pinetum pumilae* noch höher; Ausläufer von *Alnus maximowiczii*-Krummholz und von säbelwüchsigen *Betula ermanii*-Wäldern verzahnen sich mit ihm. Hier fanden wir es auf lockerer, lehmig-sandiger Braunerde über Granit, während das übliche Profil ein Podsol ist. Innerhalb der Domäne des Waldes kommt es gelegentlich auf Nasen mit offenbar kürzerer Schneebedeckung vor, auch im Bereich von Pässen mit Düseneffekt. Es fehlt jedoch grundsätzlich bewegtem Geröll und in Lawinenbahnen sowie in Wildbach-Rinnen; in der japanischen Literatur werden immer wieder als wichtige Voraussetzung für *Pinus pumila*-Gesellschaften "stable soils" erwähnt.

Die genannten mikroklimatischen Züge besitzt auch das *Rhododendro-Mugetum*: den Anspruch an "mittlere" Schneebedeckung, den Kontakt zu windexponierten, lange Zeit aperen Gesellschaften, - je nach Bodenverhältnissen in Europa *Carietum firmae* oder das fuchsbraun leuchtende *Elynetum* -, selten auch den Kontakt zu Schneeboden-Gesellschaften. AICHINGER (1933) gibt an, das *Rhododendro-Mugetum* ertrage 7-8 Monate Schneebedeckung. Befall von *Herpotrichia nigra* ist in tieferen Lagen allerdings häufig. Es besiedelt wohl episodisch, nicht aber periodisch befahrene Lawinenbahnen (WILMANN & EBERT 1974). Immerhin wirken sich auch in den europäischen Alpen Luv und Lee auf die Schneeverteilung aus - man vergleiche die Koinzidenz von Vegetation und Schmelzzeit in FRIEDELs Karte bei ELLENBERG (1982)! Die Gesetzmäßigkeiten in der natürlichen Verteilung des Krummholzes sind allerdings sehr viel schwerer zu erkennen, weil das heutige Bild, wie geschildert, vom Menschen und seinen Haustieren bestimmt ist. Entsprechend sind auch die Kontaktgesellschaften überprägt, wie z.B. aus den Schemata subalpiner/alpiner Gesellschaftskomplexe von OBERDORFER (1950) ersichtlich ist. So sind häufige Kontaktgesellschaften in den Lechtaler Alpen das *Seslerio-Sempervivretum* und eine *Rhododendron*-Restgesellschaft (WILMANN & EBERT 1974); es sind homologe, also Ersatzgesellschaften.

Grundsätzlich verschieden sind die beiden Nadelholz-Krummholzgesellschaften jedoch nach ihren Substratansprüchen. Das *Vaccinio-Pinetum pumilae* ist eine Silikat-Gesellschaft; ob es Beispiele auf Kalkgestein ohne versauerte Bodenaufgabe gibt, steht dahin, ist aber unwahrscheinlich. Das *Rhododendro-Mugetum* lebt auf Kalkgestein; *Pinus mugo* ist dort sogar als aufbauende, weil saure Streu schaffende Art für späteren Fichtenwald nachgewiesen (WILMANN & EBERT 1974). Innerhalb des *Rhododendro-Mugetum* spielt sich eine Dynamik ab, auf welche besonders AICHINGER (1933) abgehoben hat. Mit der Ansammlung von Nadelstreu wird aus dem typischen (calciocolen) Latschengebüsch die bodensaure (humicole) Subassoziation *rhododendretosum ferrugineae*. Diese Differenzierung ist in den europäischen Alpen stets als wichtigste betrachtet worden (BRAUN-BLANQUET et al. 1939). Ob es dagegen überhaupt eine Ausbildung mit Windflechten gibt, ist zu bezweifeln.

Während die *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* in den Japanischen Alpen in beeindruckender Ausdehnung vorkommen, vermißt der Mitteleuropäer die ge-

wohnte pflanzensoziologische Vielfalt der Rasengesellschaften, die sich in 3 weiteren Klassen (*Seslerietea*, *Caricetea curvulae*, *Nardo-Callunetea*) äußert. Hieran knüpfen sich etliche Überlegungen und Fragen. Ein wichtiger Grund ist natürlich das Fehlen einer eigentlichen Grasstufe; lediglich die Gipfellagen des Kitadake und des Daisetsuzan in Hokkaido (und von der Höhenlage, nicht aber vom realen Bewuchs her, der Fuijsan) lassen sich ihr zuordnen. Während der pleistozänen Kaltzeiten konnte wahrscheinlich eine Einwanderung von Rasenarten stattfinden; Reste der damaligen Flora mögen sich, wohl in anderer Artenkombination, bis heute gehalten haben. Der Reichtum an Endemiten gerade am Kitadake (vgl. MIYAWAKI et al. 1985) und am Daisetsuzan spricht dafür. Läßt sich noch etwas über die geographische und über die evolutionäre Herkunft dieser Arten und damit über die Synevolution der heutigen Gesellschaften erschließen? Das "Reservoir" an Grasland-Arten, die in gerodete Gebiete eindringen konnten, war in Europa sicher größer. Konnte in Japan selbst in den letzten 1 bis 2 Millionen Jahren eine natürliche Selektion auf Weidefestigkeit durch Pflanzenfresser stattfinden? Für die hochsubalpin/alpine Stufe kommt lediglich das Serau (*Capricornis sumatraensis*), ein Wiederkäuer aus der Gemenverwandtschaft, in Frage, der standortstreu "im dichten Gestrüch oberhalb der Waldgrenze" lebt und dort Ruhe-, Kot- und Fegplätze anlegt (WALTHER 1979). Es nimmt die "Planstelle" der europäischen Gemse ein; Äquivalente zu Steinbock und Murmeltier gibt es nicht.

Die Frage danach kann für Japan von praktischer Bedeutung sein, falls die Rinderzucht von der *Fagetea*-Stufe in die Höhen vorgetrieben wird. Schon jetzt zeigt sich, daß die Verwendung europäischer Gräser bei der Ansaat von Weiden keine gute Lösung ist, da diese Narben nur jeweils wenige Jahre überdauern. Und auch angesichts der beklagten Zerstörung des Krummholzes durch Tourismus muß nach Begrünungsmöglichkeiten gesucht werden. Einige *Calamagrostis*-Arten (*C. sachalinensis*, *C. langsdorffii*, *C. deschampsiioides*, auch *Carex oxyandra*) dominieren heute schon gelegentlich in Sekundärgesellschaften; sie stammen aus dem subalpinen *Betula*-Gürtel. - Diesem Problemkreis wollen wir uns weiter widmen, denn gerade vergleichende Beobachtungen aus den Alpen der beiden Kontinente könnten fruchtbar sein.

SCHRIFTEN

- AICHINGER, E. (1933): Vegetationskunde der Karawanken. - Jena. 329 S.
- BOGENRIEDER, A., HUCK, L., LIEHL, E. (1984): Rund um die Freiburger Hütte - Ein naturkundlicher Wanderführer. - Freiburg. 270 S.
- BOSSHARD, H.H. (1974/1975): Holzkunde. 3 Bde. - Basel-Stuttgart. 224, 312 u. 286 S.
- BRAUN-BLANQUET, J., SISSINGH, G., VLEIEGER, J. (1939): Prodromus der Pflanzengesellschaften. Fasz. 6: Vaccinio-Piceetea. - Montpellier. 123 S.
- EBERT, J. (1965): Die aktuellen und potentiellen Grenzen des Krummholzgürtels im Gebiet der Freiburger Hütte. - Staatsexamensarb. Botan. Institut Univ. Freiburg i. Brsg. 56 S.
- ELLENBERG, H. (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 3. Aufl. - Stuttgart. 989 S.
- GROTE, H. (1947): Über die Lebensweise des Schlankschnäbligen Tannenhähers in Sibirien. - Ornithol. Beobachter 44: 84-90.
- HÄMET-AHTI, L., AHTI, T., KOPONEN, T. (1974): A scheme of vegetation zones für Japan and adjacent regions. - Ann. Bot. Fenn. 11: 59-88. Helsinki.
- HORVAT, I. (1959): Wärmeliebende Eichen- und Kiefernwälder Südosteuropas in systematischer Betrachtung. - Biol. Glasnik 12: 1-40. (Kroat. m. dt. Zusammenfass.) Zagreb.
- JAHN, H. (1942): Zur Ökologie und Biologie der Vögel Japans. - J. f. Ornithol. 90: 1-302. Berlin.
- Japan Forest Technical Association (ed.) (1968): Illustrated Important Forest Trees of Japan. Vol. 2. - Tokyo. 265 S.
- KOBAYASHI, K. (1971): Phytosociological Studies on the Scrub of Dwarf Pine (*Pinus pumila*) in Japan. - J. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2, 14: 1-52. Hiroshima.
- KUOCH, R., AMIET, R. (1970): Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen. - Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Vers.wes. 46: 159-342. Zürich.
- LÄMMERMAYR, L. (1932): Die Legzirbe in den Alpen. - Z. Dt. u. Österr. Alpenver. 63: 52-61. Innsbruck.
- (1933): Neue Beobachtungen und Untersuchungen an den Legzirben des Zirbitzkogels. - Österr. Bot. Z. 82: 197-206. Wien.

- MATTES, H. (1982): Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes* (L.)) und Arve, *Pinus cembra* L., und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaldstufe. - Ber. Eidgen. Anstalt forstl. Versuchswesen 241: 1-74. Zürich.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1965/1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bisher 4 Bde. - Jena.
- MIYAWAKI, A. (Ed.) (1979): Reale Vegetation der Präfektur Nagano. 2 Bde. - (Japan mit dt. Legenden). Nagano. 412 S. + Tabellenband.
- , OKUDA, S., MOCHIZUKI, R. (1978): Handbook of Japans Vegetation. - (Ed. M. Kitagawa) Tokyo. 850 S.
- , et al. (1985): The Vegetation of Japan. Vol. 6: Chubu. - Im Druck. Yokohama.
- NAKAGOSHI, N., SOGA, S. (1981): A study of the alpine vegetation on the Shirouma Mountains in central Japan, with special reference to seed ecology. - *Hikobia Suppl.* 1: 341-358. (Japan. with Engl. summ.) Hiroshima.
- OBERDORFER, E. (1950): Beitrag zur Vegetationskunde des Allgäu. - Beitr. naturkd. Forsch. SWDeutschl. 9: 29-98. Karlsruhe.
- (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - Jena. 564 S.
- (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. 5. Aufl. - Stuttgart. 1051 S.
- OHBA, T. (1974): Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans. 1. Carici rupestris-Kobresietea bellardii. - *Phytocoenologia* 1: 339-401. Stuttgart-Braunschweig.
- OKITSU, S., ITO, K. (1983): Dynamic Ecology of the *Pinus pumila* community of Mts. Taisetsu, Hokkaido, Japan. - *Envir. Science, Hokkaido* 6: 151-184. Sapporo.
- REIMERS, N.F. (1959): Nesting of the Nutcracker *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm in Central Siberia. - *Gnezdowanie tonkokluych kedrowok v Srednei Sibiri* 38: 907-918. (Russ. with Engl. summ.) Leningrad.
- SAITO, S. (1983a): On relations of the caching by animals on the seed germination of Japanese stone pine, *Pinus pumila* Regel. - *Bull. Shiretoko Museum* 5: 23-40. Shari-cho, Hokkaido. (Japan. with Engl. summ.)
- (1983b): Caching of Japanese Stone Pine Seeds by Nutcrackers at the Shiretoko Peninsula, Hokkaido. - *Tori* 32: 13-20. (Japan. with Engl. summ.)
- SANO, Y., MATANO, T., UJIHARA, A. (1977): Growth of *Pinus pumila* and change of environment. - *Bull. Bot. Soc. Nagano* 10: 114-117. (Japan.) Nagano.
- SCHÖNENBERGER, W. (1978): Ökologie der natürlichen Verjüngung von Fichte und Bergföhre in Lawinenzügen der nördlichen Voralpen. - *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers.wes.* 54(3): 217-361. Zürich.
- SCHRÖTER, C. (1926): Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. - Zürich. 1288 S.
- SCHWIND, M. (1967/1981): Das japanische Inselreich. - Bd. 1: Die Naturlandschaft; 581 S. Bd. 2: Die Kulturlandschaft. Berlin. 658 S.
- SHIMIZU, T. (1982/1983): The New Alpine Flora of Japan in Color. 2 Vol. - (Japan.) Osaka. 331 + 395 S.
- SMETTAN, H.W. (1981): Die Pflanzengesellschaften des Kaisergebirges/Tirol. - Herausg. Verein z. Schutz d. Bergwelt. München. 191 S. + Veg.karte + Tab.band.
- SUZUKI, K., HUKUSIMA, T. (1972): Basenlieferung durch das Sickerwasser, einer von ursächlichen Faktoren, die die Vegetationsverteilung im japanischen Hochgebirge entscheiden ... - *Jap. J. Ecology* 22: 250-261. (Japan. mit dt. Zus.fass.) Tokyo.
- SUZUKI, T. (1964): Übersicht über die alpinen und subalpinen Pflanzengesellschaften im inneren Kurobe-Gebiet. - *Toyama Univ.* 36 S.
- , UMEZU, Y. (1965): Zwergkieferngesträuche und alpine Heiden im inneren Kurobe-, Tateyama- und Hakusan-Gebiete, Zentraljapan. - *Jap. J. Ecol.* 15: 113-124. Tokyo.
- TIKHOMIROV, B.A. (1946): Kproishodeniю associatii kedrobobo stranica (*Pinus pumila* Rgl.). - *Matli por istrii florii rastit SSSR, bip. II, izd. Akad. Nauk. SSSR, M-I.*
- WAKABAYASHI, R. (1975): Über Schneebruch in den jap. Wäldern. - *Winterber. d. eidgen. Inst. Schnee- und Lawinenforschung* 38: 135-147.
- WALTHER, F. (1979): Die Waldziegenantilopen. - In: *Grzimeks Tierleben*. Bd. 13: 457-458. München.
- WILMANN, O., EBERT, J. (1974): Aktuelle und potentielle Grenzen des Latschengürtels im Quellgebiet des Lech. - In: TÜXEN, R. (Herausg.): *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*. - Ber. Sympos. IVV Rinteln 1968: 207-218. Vaduz.

WINKLER, O. (1925): Interessante Schneedruckbeschädigung. - Schweiz. Z. f. Forstwesen
76: 247-249.

Anschriften der Verfasser:

Prof.Dr. O. Wilmanns
Prof.Dr. A. Bogenrieder
Biologisches Institut II/Geobotanik
Schänzlestraße 1

D - 7800 Freiburg i.Br.

Y. Nakamura
Dept. of Vegetation Science
Institute of Environm. Science and Technology
Yokohama National University
156 Tokiwadai, Hodogaya-ku

Yokohama/Japan