

# Kapitel 7 | Die tierische Besiedlung von Gletschermoränen

Eva-Maria Koch, Rüdiger Kaufmann

## ***Zusammenfassung***

Um zu erfahren, wie ein Ökosystem aus dem Nichts entstehen kann und wie lange es dafür benötigt, wird das Gletschervorfeld des Rotmoosales seit Jahren untersucht. Nachdem die pflanzliche Sukzession in Kap. 6 bereits dargestellt wurde, wird in diesem Kapitel auf die tierische Besiedlung eingegangen. Entlang der Chronosequenz zeigt sich, dass sich in den ersten 50 Jahren die Pioniergesellschaften rasch entwickeln und sich die auftretenden Arten ändern. Danach erfolgen nur mehr wenige Veränderungen, die Artengemeinschaften ähneln bereits denen angrenzender Gebiete. Die ersten Kolonisatoren sind fast ausschließlich räuberische Arten. Pflanzenfresser und Streuzersetzer folgen erst später nach. In 30 Jahre alten Böden siedeln sich Springschwänze, Milben, Borstenwürmer, Käfer- sowie Schmetterlingsraupen an. Es folgen Mücken und Tausendfüßer, die restlichen Gruppen treten erst nach 90 Jahren Bodenentwicklung auf. Auch bei der Bodenfauna steigt die Artenzahl in den ersten 50 Jahren rasch an und stabilisiert sich danach auf dem für alpine Rasen typischen Niveau. Die wichtigsten äußeren Effekte, welche auf die tierische Besiedlung einwirken, sind die Bodenbildung

und die Vegetationsentwicklung entlang der Chronosequenz. Kleinräumig wirken sich zusätzlich das Temperatur- und Feuchtemilieu aus. Modellierungen zeigen, dass die Pioniergesellschaften im Gletschervorfeld sehr stark auf Klimaänderungen reagieren.

## ***Abstract***

To find out, how an ecosystem can develop on barren ground and how long this process takes, the glacier foreland of the Rotmoos valley has been investigated over years. The floral succession is described in chapter 6, this chapter focuses on the settlement of invertebrate animals in the glacier foreland. Along the chronosequence of 140 years it is shown that rapid development of pioneer communities with fast species turn-over for 50 years is followed by little change in older stages when animal communities already resemble those of adjacent areas. The first colonizers are almost exclusively predators. Herbivores and decomposers appear later. On 30 years old moraines Collembola, Acari, Enchytraeidae and larvae of Lepidoptera as well as Coleoptera are present. Nematocera and Myriapoda follow later on. Other groups appear after

90 years of soil formation as an organic layer develops. Species numbers rapidly increase over the first 50 years, then they stabilize at a level typical for alpine grasslands. The major factors affecting faunal succession are soil formation and vegetation development along the chronosequence, temperature and moisture exert additional small-scale influences. Furthermore, model calculations show that the pioneer communities in the glacier foreland react strongly to climate change.

### Die Erforschung der tierischen Besiedlung

Seit 150 Jahren schmelzen in den Alpen die Gletscher zurück und geben rohe Moränenböden für die Besiedlung durch Pflanzen und Tiere frei. Hier entstehen neue Ökosysteme mit Wechselwirkungen zwischen den Organismen und ihren Nahrungsnetzen. Entlang dieser Gletschervorfelder lassen sich alle Altersstadien der Entwicklung beobachten. Sie stellen gewissermaßen natürliche Experimente dar und zeigen die Lebenskraft aber auch die Empfindlichkeiten der alpinen Ökosysteme unter sich verändernden Umweltbedingungen.

Zoologische Besiedlungsprozesse im Gletschervorfeld wurden erstmals von Janetschek (1949) und in den letzten Jahren in den Arbeiten von Gereben (1995) und Kaufmann (2001, 2002) analysiert.

Jüngere Untersuchungen zu diesem Thema gibt es auch aus den Südalpen (Gobbi et al. 2006), aus der Arktis (Hodkinson et al. 2001), sowie eine sehr umfangreiche Studie über norwegische Gletschervorfelder (Vater 2006). Rüdiger Kaufmann von der Universität Innsbruck und seine MitarbeiterInnen führen seit 1995 Langzeitstudien über die Kolonisation und die Sukzession der auftretenden Tierarten im Gletschervorfeld des Rotmoosferners in Obergurgl durch (Abb. 1). Die Ökologen (Juen 1998, Spitaler 1998, Kapl 1999, Schallhart 2005, Koch 2006, König 2006, Baldes 2009) untersuchen die tierischen Gesellschaften, den Aufbau der Nahrungsnetze, die Konkurrenz zwischen Arten, den Fraßdruck Pflanzen fressender Tiere sowie den Einfluss von Umweltfaktoren und Klimaänderungen auf die Entwicklung der Artengemeinschaften und der Bodenbildung. Ein aktuelles Forschungsprojekt, welches 2008 gestartet wurde, beleuchtet die Nahrungsnetze von wirbellosen Tieren in Gletscherrückzugsflächen (Raso et al. 2008).

Auch andere Primärstandorte, die für einen Vergleich mit dem Gletschervorfeld interessant sind, wurden auf ihre tierische Besiedlung hin untersucht: Im Jahr 1948 beschäftigte sich Dammermann erstmals mit der Faunengemeinschaft auf der aktiven Vulkaninsel Krakatau. Auf den kanarischen Inseln standen 1992 für Ashmole und seine KollegInnen (Ashmole und Ashmole 1987, Ashmole et al. 1992) die Vulkankegel auf La Palma im Mittelpunkt



Abb. 1:

In den Boden betonierte Barberfallen – ein Beispiel für die arbeitsintensive, ökologische Beprobung des Rotmoosales (Foto: R. Kaufmann)

der faunistischen Erforschung. Auch am Mount St. Helens im US-Bundesstaat Washington wurden zahlreiche ökologische Untersuchungen durchgeführt: Edwards und Sugg erforschten 1993 und 1998 die Arthropodengemeinschaft. Die Arbeitsgruppe rund um die Forscher Fagan und Bishop (Fagan und Bishop 2000, Bishop 2002, Fagan et al. 2004) hingegen beleuchteten die Kolonisierung der Vulkanflächen durch *Lupinus lepidus* ssp. *lobbii* im Zusammenhang mit dem Auftreten herbivorer Insekten. Von Dormann et al. wurden im Jahr 2000 Salzmarschen in den Niederlanden im Bezug auf interspezifischen Wettbewerb und Fraßdruck

während des Sukzessionsablaufs untersucht.

### Die Chronosequenz und die Sukzession der Arten

Um etwa 1858 erreichten die alpinen Gletscher ihre größte Ausdehnung seit der letzten Eiszeit vor ca. 10.000 Jahren. Das Areal außerhalb der End- und Seitenmoränen des Rotmoosferners ist seither eisfrei. Hinter der Endmoräne hat der schmelzende Gletscher über die letz-



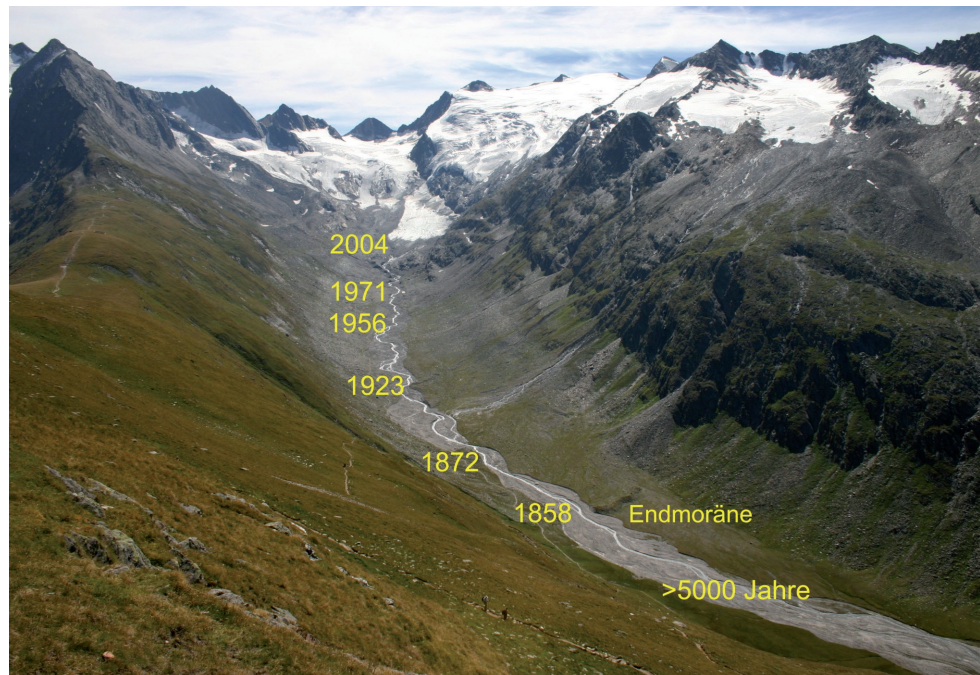


Abb. 2:  
Die Chronosequenz des Rotmoostales (Ötztal, Tirol) von der Endmoräne, die auf 1858 datiert wird, bis zum derzeitigen Gletscherrand (Foto: R. Kaufmann)

ten 150 Jahre eine sogenannte Chronosequenz (Abb. 2) geschaffen, eine räumlich geordnete Abfolge aller Stadien der Bodenbildung und der sich entwickelnden Artengemeinschaften von Pflanzen und Tieren.

### 1. Verteilung der epigäischen Arthropodenfauna im Gletschervorfeld (Kaufmann 2001)

Die einzelnen, an der Bodenoberfläche lebenden (epigäischen) Gliedertierarten

besiedeln das Areal in einer charakteristischen Abfolge. Den Beginn der Besiedlung machen die so genannten Pionierarten, die bereits in den ersten Jahren unmittelbar am Gletscherrand auftreten. Im Fall des Gletschervorfeldes sind das beispielsweise der Gletscher-Weberknecht *Mitopus glacialis* oder auch der Laufkäfer *Nebria jockischii*.

Mit dem Entstehen artenreicherer Gemeinschaften werden viele dieser frühen Kolonisatoren durch nachfolgende Arten ersetzt (Kaufmann 2001). Diesen Vorgang nennt man Sukzession. Eine Aus-



Abb. 3:  
Veränderung der Landschaft mit dem Alter seit der Ausaperung zusammen mit charakteristischen Tier- und Pflanzenarten dieser Entwicklungsstufe (Fotos: R. Kaufmann)

wahl typischer Tier- und Pflanzenarten für bestimmte Altersstadien im Gletschervorfeld zeigt Abb. 3.

Im Altersverlauf des Gletschervorfeldes im Rotmoostal ist bei Laufkäfern eine klare Abfolge der Arten zu erkennen (Abb. 4). Von der Gattung *Nebria* treten in den

jüngsten Moränenbereichen insgesamt vier verschiedene Arten auf. Die große Heterogenität der Landschaft ermöglicht die Koexistenz dieser nahverwandten Arten, die normalerweise in unterschiedlichen Höhenstufen vorkommen. Im Gletschervorfeld besetzt jede der *Nebria*-Arten eine



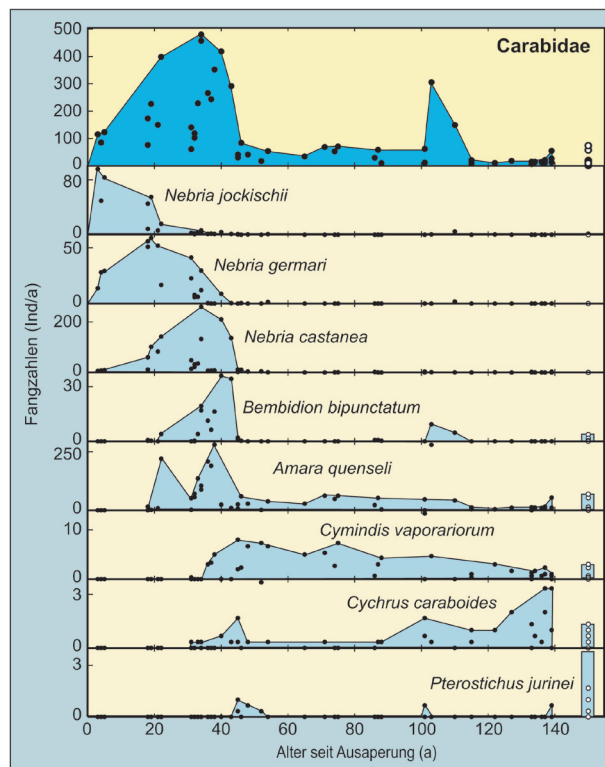


Abb. 4:  
Sukzession im Gletschervorfeld – die Abfolge von Arten am Beispiel verschiedener Laufkäferarten

andere ökologische Nische (Kaufmann und Juen 2001).

Spinnen sind im gesamten Vorfeld anzutreffen. Die ersten Arten, welche auf den jungen Flächen eintreffen, sind Vertreter der Baldachinspinnen (Linyphiidae) und der Wolfsspinnen (Lycosidae). Ihnen folgen etwas später die Glatthauchspinnen (Gnaphosidae). Ab einem Alter von 30 Jahren besiedeln auch Hundertfüßer und Pflanzen fressende Käferarten die Moränen. Mit Beginn der Bodenbildung (ab ca.

80 Jahren entsteht ein organischer Bodenhorizont) nimmt die Anwesenheit der Zersetzer zu, verschiedene Vertreter der Diplopoden (Tausendfüßer) treten vermehrt auf. Eine Ausnahme stellt nur die Art *Trimerophorella rhaetica* dar: dieser spezialisierte, in den Alpen endemische Tausendfüßer siedelt bereits auch auf ganz jungen Standorten im Gletschervorfeld.

Obwohl Ameisen in fast allen Regionen der Welt vorkommen – selbst in der Wüste und im Polarkreis – schafft es nur eine einzige Art, *Formica lemani*, in das Gletschervorfeld vorzudringen. Sie besiedelt sonnige Plätze in den ältesten Bereichen des Vorfeldes. Auch typische Graslandbewohner wie Grashüpfer leben nur nahe der Endmoräne

an fast 150 Jahre alten Standorten mit geschlossener Vegetation.

## 2. Verteilung der Bodenfauna im Gletschervorfeld (Kaufmann et al. 2002)

Nicht nur an der Bodenoberfläche des Gletschervorfeldes findet eine Sukzession statt, dieser Prozess ist ebenso unter der Erde zu beobachten. Eine Studie

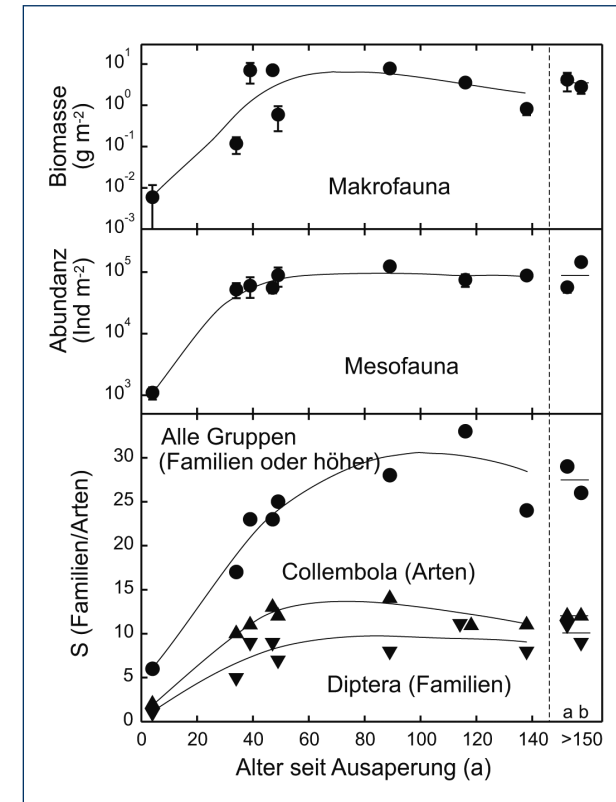


Abb. 5:  
Verteilung und Abfolge der Meso- und Makrofauna im Boden

von Kaufmann et al. aus dem Jahr 2002 zeigt, dass erste Gruppen der Bodenfauna (Abb. 5), wie die Springschwänze (Collembola), Milben (Acari), Borstenwürmer (Enchytraeidae) sowie Schmetterlingsraupen (Lepidoptera), bereits in 30 Jahre alten Böden auftreten. Nach etwa 40 bis 50 Jahren Bodenbildung folgen Nematocera (Mückenlarven) und Tausendfüßer (Myriapoda). Alle weiteren Bodentiergruppen erreichen erst nach 90 Jahren eine nennenswerte Abundanz. Die

höchsten Individuendichten der Mesofauna (=Bodentiere mit einer Größe zwischen 0,3 und 1 Millimeter) erreichen die Milben, die Biomasse der Makrofauna (= Bodentiere größer als 1 Millimeter) wird von Mückenlarven dominiert.

Die Biomasse der Makrofauna sowie die Abundanz der Mesofauna steigen in den ersten 50 Jahren rapide an (Abb. 5). Zu den älteren Standorten hin ändern sich die Werte jedoch kaum mehr. Betrachtet man den Verlauf einer einzelnen Vegetationsperiode, steigt die Biomasse der Bodenfauna über den kurzen Sommer hin an. Die Artenzusammensetzung bleibt jedoch über diesen Zeitraum weitgehend konstant.

Da erst ab einem Standortalter von etwa 80 Jahren eine echte Bodenbildung mit einem dünnen A-Horizont auftritt (Erschbamer et al. 1999), ist das Vordringen von Gruppen wie Regenwürmern (Lumbriciden) und Schnecken (Gastropoden) stark begrenzt. Die jüngsten Areale sind Pionieren mit hoher Mobilität und Verbreitungsfähigkeit vorbehalten. Diese Bereiche werden von räuberischen Käferlarven dominiert. Das Standortalter ist der wichtigste Einflussfaktor auf die Zusammensetzung der



Bodenfauna. Zusätzlich dazu sind jedoch auch lokale Variationen der mikroklimatischen Bedingungen oder der Bodeneigenschaften für den Verlauf der Besiedelung von Bedeutung.

### 3. Verteilung der Flugfauna im Gletschervorfeld (Kapl 1999)

Über 90 Prozent der Flugfauna im Gletschervorfeld sind Vertreter der Diptera (Zweiflügler). Die restlichen zehn Prozent entfallen auf Käfer (Coleoptera), Gleichflügler (Hymenoptera), Webspinnen (Araneae) und Schnabelkerfen (Hemiptera). Innerhalb der Mücken (Nematocera) sind die dominanten Familien die Zuckmücken (Chironomidae), Gritzen (Ceratopogonidae), Schnaken (Tipulidae) und Trauermücken (Sciaridae). Bei den Fliegen (Brachycera) treten vor allem Echte Fliegen (Muscidae), Blumenfliegen (Anthomyiidae), Buckelfliegen (Phoridae), Taufliegen (Drosophilidae) und Schwebfliegen (Syrphidae) auf. Gletscherferne Standorte (Abb. 6) werden am häufigsten von Muscidae besucht, in der Nähe des Gletschers kommen dann auch Chironomidae in ähnlicher Dichte vor.

Untersuchungen von Kapl aus dem Jahr 1999 zeigen zudem, dass zum Gletscher hin sowohl die Anzahl der vertretenen Familien als auch die Biodiversität der Flugfauna abnimmt. Auch die Flugaktivität wird geringer. Eine besondere Anpassung weisen die beiden Familien Chironomi-

dae und Muscidae auf: In Gletschernähe ist ihre Flugaktivität vom Morgen beziehungsweise Vormittag in die Mittagszeit und in den Nachmittag verschoben. Untersuchungen mit Hilfe von Schlüpftrichtern zeigen, dass zahlreiche Fluginsekten (Tipulidae, Muscidae, Anthomyiidae und Syrphidae) häufiger von außen in den Bereich des Gletschervorfeldes einfliegen, als vor Ort schlüpfen. Die höchste Schlüpfproduktion findet an den ältesten Standorten im Gletschervorfeld statt. Die gemessenen Werte entsprechen Befunden aus alpinen Grasheiden. Im jungen Gletschervorfeld ist die Schlüpftrate hingegen vergleichsweise gering.

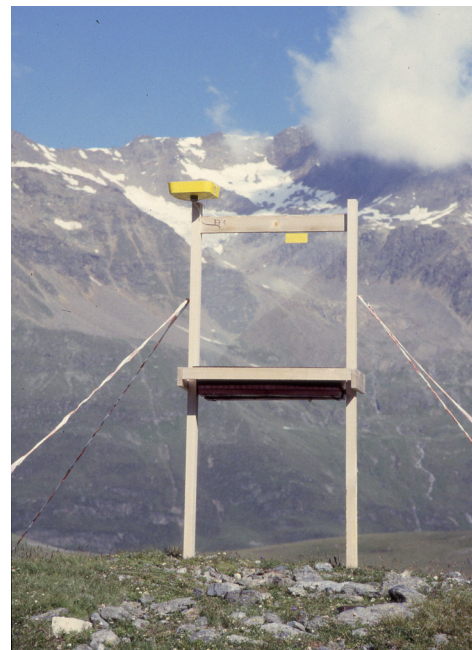


Abb. 6:  
Fensterfalle zum Fang der Flugfauna an einem gletscherfernen Standort (Foto: R. Kaufmann)

### 4. Verteilung Pflanzen fressender Arthropoden im Gletschervorfeld (Koch 2006)

Die häufigsten Pflanzen fressenden (herbivoren) Gruppen im Gletschervorfeld (Abb. 7) sind Thripse (Thysanoptera), Kugelspringer (Symphypleona), Gleichflügler (Homoptera) und Schmetterlingsraupen (Lepidoptera). Einzelne Weiden werden besonders stark von Raupen des Alpenwollfäfers (*Eriogaster arbusculae*) und Blattkäfer-Larven (Chrysomelidae, Abb. 9) befallen.

Die Herbivorendichte nimmt anfangs mit dem Sukzessionsalter und damit auch mit der Vegetationsdeckung zu. In den Bereichen mittleren Sukzessionsalters treten die höchsten Herbivorendichten auf. Der

Grund dafür könnte der höhere Nährstoffgehalt der Pflanzen sein, da in den nicht so dichten Beständen weniger Konkurrenz zwischen den Pflanzen herrscht.

Thysanoptera (Abb. 8) sind erst ab einem Standortalter von mindestens 25 Jahren anzutreffen, die jüngsten Bereiche werden noch nicht besiedelt. Zikaden treten ab einem Standortalter von etwa 50 Jahren auf, da sie zur Etablierung auf eine Vegetationsdichte von etwa 30 Prozent angewiesen sind.

Nahezu alle herbivoren Gruppen, ausgenommen die Larven von Dipteren und Lepidopteren, erreichen im Juli ihre höchste Abundanz und nehmen zum Herbst hin schnell ab. Auch die beiden Talseiten unterscheiden sich in ihren Herbivorendichten deutlich.

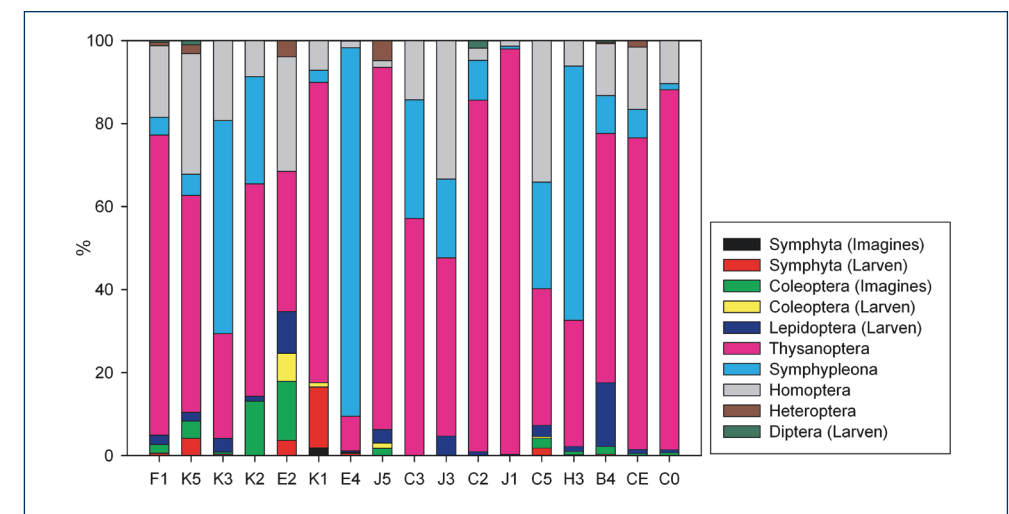


Abb. 7:  
Dominanzspektrum (%), ermittelt aus der Summe von drei Saugbeprobungen) der herbivoren Gruppen an den einzelnen Standorten (nach Sukzessionsalter gereiht, F1... 146 Jahre, C0...31 Jahre)



Abb. 8:  
Thrips auf *Anthyllis vulneraria* (Foto: R. Kaufmann)



Abb. 9:  
Blattkäferlarven auf einer Weide (Foto: R. Kaufmann)

Um zu erkennen, ob nun herbivore Arthropoden einen bremsenden Effekt auf die Sukzession oder die Etablierung einzelner Arten im Gletschervorfeld haben, untersuchte Koch 2005 im Rotmoostal die Abundanz und das Artenspektrum

von Herbivoren an verschiedenen Pflanzen. Die drei häufigen Gletschervorfeldarten Fetthennen-Steinbrech (*Saxifraga aizoides*), Moränenklee (*Trifolium pallescens*) und Gewöhnlicher Wundklee (*Anthyllis vulneraria*) weisen ein ähnliches Herbivorenspektrum auf. Die Individuendichten der Pflanzenfresser sind jedoch auf *Trifolium pallescens* beträchtlich höher als auf den anderen beiden Arten. Dies deutet auf einen unterschiedlich hohen Fraßdruck hin. Insektenausschlussversuche innerhalb einer Vegetationsperiode haben jedoch in Bezug auf den Wachstums- und Reproduktionserfolg der drei Arten keine oder keine deutlich signifikanten Unterschiede ergeben. Möglicherweise muss eine derartige Versuchsreihe über mehrere Vegetationsperioden hinweg durchgeführt werden, um Auswirkungen ausreichend erfassen zu können.

Auch der intensive Fraßdruck der Raupen des Alpenwolläfers und der Blattkäfer-Larven an Weiden

könnte einen bremsenden Einfluss auf die Sukzession im Gletschervorfeld haben. Die Pflanzenfresser befallen die Sträucher in hoher Dichte und reduzieren deren Wachstum stark.

## Entwicklung der Biodiversität

Die Zahl der verschiedenen tierischen Besiedler steigt innerhalb der ersten 50 Jahre rasch an. Danach gibt es nur noch geringe Zunahmen. Die Artenzahlen, die nach 150 Jahren erreicht werden, entsprechen jenen in den reifen Standorten außerhalb des Gletschervorfeldes (Abb. 10). Die Zusammensetzung der Artengemeinschaft hat nach dieser Zeit hingegen noch kein Endstadium erreicht. Während bei den

Pflanzen in den ersten Jahren der Besiedelung nur wenige Pionierarten auftreten, etabliert sich sehr rasch eine diverse Tierwelt in den jüngsten Gletschervorfeldbereichen. Unmittelbar am Gletscherrand sind – bedingt durch die hohe Mobilität der Tiere – deutlich mehr Tier- als Pflanzenarten präsent.

## Bestimmen der Faktoren für die Fauna

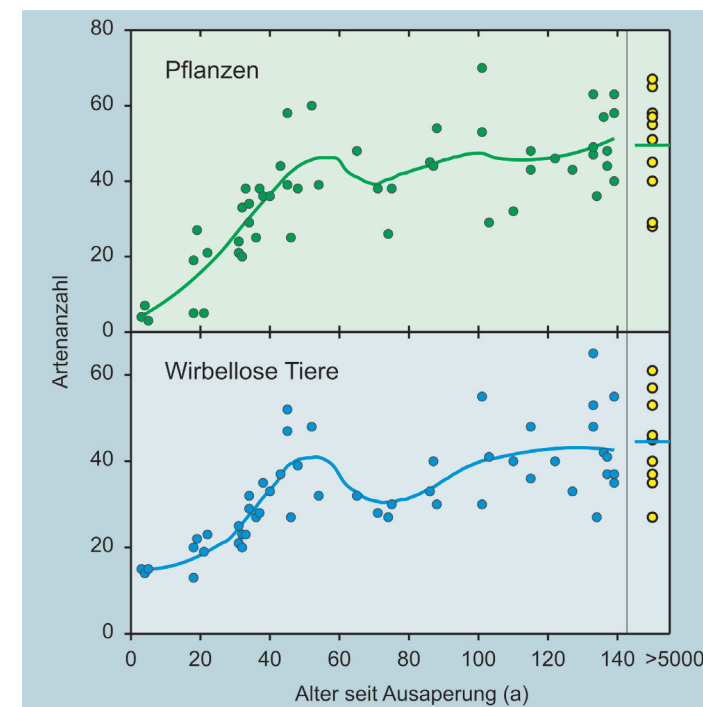


Abb. 10:  
Artenzahlen von wirbellosen Tieren und Pflanzen entlang der Chronosequenz des Gletschervorfeldes. Als Vergleich dienen die Artenzahlen der reifen Standorte (älter als 5000 Jahre) außerhalb des Gletschervorfeldes.

Jene Faktoren, welche die Fauna im Gletschervorfeld am stärksten beeinflussen, sind die im Altersverlauf zunehmende Bodenbildung und Vegetationsentwicklung (Tab. 1).

Im Gletschervorfeld verändern sich aber nicht nur entlang der Chronosequenz die Bedingungen für die tierische Lebewelt. Auch lokal treten unterschiedliche Standortfaktoren auf, zum Beispiel durch die unterschiedlich intensive Besonnung. Die Ausrichtung des Tales von Südost nach Nordwest



Faktor	Erklärter Anteil der Artenvariabilität (%)
Moränenalter (inklusive zunehmender Vegetationsbedeckung und Bodenentwicklung)	~ 15
+ klimatische Faktoren, die den Verlauf der Sukzession beeinflussen	
Sonneneinstrahlung und Temperatur	~5 bis 8
Schneebedeckung und Feuchtigkeit	~ 4

Tab. 1:  
Einfluss von Umweltfaktoren auf die Fauna im Gletschervorfeld

und die umgebenden Bergzüge teilen das Tal in eine Schattseite (orographisch linke Talseite) und eine Sonnseite (orographisch rechte Talseite, Abb. 11), auf welcher der Sukzessionsprozess begünstigt abläuft. Auch das unterschiedliche Feuchtemi-



Abb. 11:  
Unterschiedliche Besonnung im Rotmoostal (Foto: R. Kaufmann)



Abb. 12:  
In manchen Jahren bleiben die Lawinenkegel den ganzen Sommer über liegen und sorgen dadurch für unterschiedliche Bedingungen im Bezug auf das Feuchtemilieu und die Schneedeckendauer.  
(Foto: E.-M. Koch)

lieu und die Dauer der Schneebedeckung (Abb. 12) variieren im Vorfeld und beeinflussen lokal die Besiedelung und die Artenzusammensetzung der Standorte. Lokale Störungen wie Überflutung und Erosion verlangsamen vermutlich den Sukzessionsprozess. Sie spielen aber im Rotmoostal, abgesehen von den häufig überschwemmten Flächen entlang der Rotmoosache und einigen, von Lawinen beeinflussten Seitenhängen, kaum eine Rolle. Dies kann jedoch nicht auf jedes Gletschervorfeld umgelegt werden.

Die abiotischen Umweltparameter, der Vegetationsaufbau und die Vegetationsgesellschaft greifen als erklärende Faktoren ineinander. Pioniergesellschaften zeigen ebenso wie auch die älteren Gemeinschaften einen Bezug zu den äußeren Faktoren auf. Daraus lässt sich folgern, dass sowohl die erste Kolonisierung als auch die Faunensukzession in alpinen Gletschervorfeldern großteils vorhersagbaren und deterministischen Gesetzmäßigkeiten folgen und stochastische Effekte von geringer Wichtigkeit sind.



### Ernährungstypen der Tiere

Unerwarteterweise handelt es sich bei den ersten Kolonisatoren fast ausschließlich um räuberische Tiere (Abb. 13), obwohl es in diesem Stadium auf den ersten Blick



Abb. 13: Räuberische Kolonisatoren auf den jüngsten Moränenböden: Ein Laufkäfer (*Nebria jockischii*, a) und der Gletscher-Weberknecht (*Mitopus glacialis*, b) – (Fotos: R. Kaufmann)

kein erkennbares Nahrungsnetz zu ihrer Versorgung gibt. Eine Vermutung ist, dass die Räuber von Insekten leben, die vom Wind aus anderen Gebieten eingetragen werden. Demnach wäre der Nährstoffeintrag aus angrenzenden Gebieten eine wesentliche Voraussetzung für die rasche



Abb. 14: Der Vulkankegel des Mount St. Helens, Washington USA (Foto: R. Kaufmann)

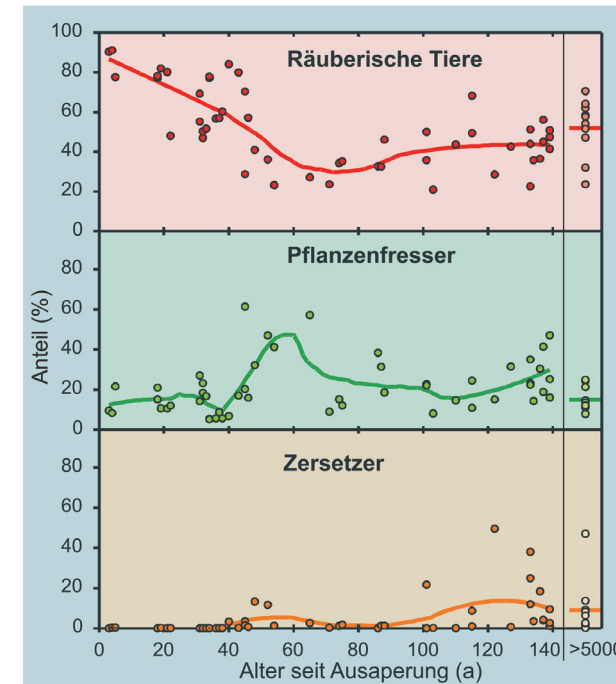


Abb. 15: Auftreten der Ernährungstypen der wirbellosen Tiere entlang des Gletschervorfeldes: Räuberische Tiere (bzw. Aasfresser), Pflanzenfresser und Zersetzer.

Besiedlung der Moränenflächen (Swan 1963, Kaufmann 2001). Auch auf den Primärsukzessionsflächen der Vulkane Mount St. Helens (Abb. 14) und Krakatau haben Forscher (Dammermann 1948, Ashmole and Ashmole 1987, Edwards und Sugg 1993, Sugg and Edwards 1998) dieses Räuber-Phänomen beobachtet.

Untersuchungen zum Beutespektrum räuberischer Käfer mit Hilfe von Isotopensignaturen stärken zudem die Annahme, dass sich die Käfer auch von epigäisch lebenden Collembola ernähren (Schallhart 2005), die ebenso wie die räuberischen Arten in den jüngsten Moränenflächen siedeln. Weiters zeigten

Isotopensignaturen ( $\delta^{13}\text{C}$  und  $\delta^{15}\text{N}$ ), dass die Nahrungskette der Pionierstandorte eine Trophieebene weniger aufweist als die älterer Standorte, und dass einzelne Arten ihre Ernährungsweise entlang der Chronosequenz dem Nahrungsangebot entsprechend ändern können (König 2006).

Pflanzenfressende Insekten erscheinen erst nach etwa 50 bis 60 Jahren in größerer Dichte, sobald sich die Vegetationsdecke zu entwickeln beginnt. Zersetzer, die organisches Material abbauen, treten erst in späteren Stadien mit beginnender Bodenbildung auf (Abb. 15).



### Empfindlichkeit auf Klimaschwankungen

Auch klimatische Änderungen beeinflussen die tierische Lebewelt eines Gletschervorfeldes stark. Das ergab sich aus einem Vergleich von Klimadaten, der über einige Jahre hinweg beobachteten Veränderungen der Artengemeinschaften und dem Verteilungsmuster entlang der Chronosequenz (Abb. 16). Die Veränderung der Temperatur ist dabei nicht der

einzigste Faktor, der die Kolonisation und Sukzession eines Gletschervorfeldes beeinflusst. Vor allem auch die Feuchtigkeit ist ein wichtiger Motor für diese beiden Prozesse (Matthews und Witthaker 1987, Kaufmann 2001).

Die jüngsten Stadien entwickeln sich derzeit rascher und die 30 bis 50 Jahre alten Standorte langsamer als man aus dem Muster entlang der Chronosequenz des Tales erwarten würde (Kaufmann 2002). Die Ursache dafür waren vermutlich Klimaschwankungen mit einer Phase unge-

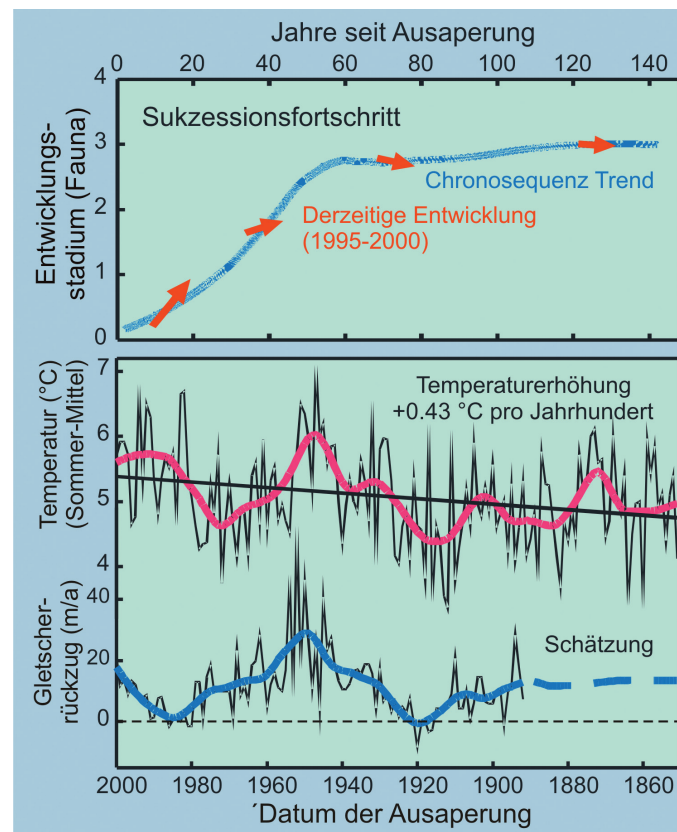


Abb. 16: Analyse des Klimawandeleffektes auf die Kolonisation der Tierarten. Unterschiede zwischen dem Trend der Chronosequenz und der direkten Beobachtung der derzeitigen Entwicklungsgeschwindigkeit lassen sich aus Temperaturschwankungen der letzten Jahrzehnte erklären.

wöhnlich warmer Sommer in den 1950er Jahren, gefolgt von einer sehr kühlen Periode 1960 bis 1980 und einer neuerlichen, bis heute dauernden warmen Periode ab etwa 1980. Es scheint, dass die Erstkolonisation nahe dem Gletscherrand in warmen Phasen mit hohen Rückschmelzgeschwindigkeiten der Gletscher deutlich beschleunigt wird.

### Literatur

- Ashmole, N.P. & Ashmole, M.J. (1987) Arthropod communities supported by biological fallout on recent lava flows in the Canary Islands. *Entomologia Scandinavica*, Supplement 32: 67-88
- Ashmole, N.P., Oromi, P., Ashmole, M.J. & Martin, J.L. (1992) Primary faunal succession in volcanic terrain: lava and cave studies on the Canary Islands. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 46: 207-234.
- Baldes, M. (2009) Abundanz, räumliche Verteilung und Nahrungsquellen räuberischer Arthropoden in einem Gletschervorfeld. Diplomarbeit Universität Innsbruck, 83 S.
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K. (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 634-641.
- Dammermann, K. (1948) The fauna of Krakatau, 1883-1933. *Verhandlungen Koninklijke Nederlandsche Akademie Wetenschappen Afdeling Natuurkunde (tweede dectie)* 44: 1-594.
- Edwards, J.S. & Sugg, P.M. (1993) Arthropod fallout as a resource in the recolonization of Mount St. Helens. *Ecology* 74: 954-958.
- Erschbamer, B., W. Bitterlich & C. Raffl (1999) Die Vegetation als Indikator für die Bodenbildung im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Obergurgl, Ötztal, Nordtirol). *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck*, 86: 107-122.
- Gereben, B. (1995) Co-occurrence and Microhabitat Distribution of six *Nebria* species (Coleoptera: Carabidae) in an Alpine Glacier retreat zone in the Alps, Austria. *Arctic and Alpine Research* 27: 371-379.
- Gobbi, M., De Bernardi, F., Pelfini, M., Rosaro, B. & Brandmayr, P. (2006) Epigeal arthropod succession along a 154-year glacier foreland chronosequence in the Forni Valley (Central Italian Alps). *Arctic Antarctic and Alpine Research* 38: 357-362.
- Hodkinson, I.D., Coulson, S.J., Harrison, J. & Webb, N.R. (2001) What a wonderful web they weave: spiders, nutrient capture and early ecosystem development in the high Arctic - some counterintuitive ideas on community assembly. *Oikos* 95: 349-352.

- Janetschek, H. (1948/49) Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Ber. nat.-med. Verein Innsbruck, 48 & 49.
- Juen, A. (1998) Artenzusammensetzung und Verteilung von Käfern im Gletschervorfeld des Rotmoostales (Öztaler Alpen, Tirol). Diplomarbeit Universität Innsbruck, 157 S.
- Kapl, T. (1999) Verteilung und Phänologie von Fluginsekten im Gletschervorfeld des Rotmoosferners. Diplomarbeit, Universität Innsbruck, 109 S.
- Kaufmann, R. & Juen, A. (2001) Habitat use and niche segregation of the genus *Nebria* (Coleoptera: Carabidae) in the Austrian Alps. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 74: 237-254.
- Kaufmann, R. (2001) Invertebrate succession on an Alpine glacier foreland. Ecology 82: 2261-2278.
- Kaufmann, R. (2002) Glacier foreland colonisation: distinguishing between short-term and long-term effects of climate change. Oecologia 130: 470-475.
- Kaufmann, R., Fuchs, M. & Gosterxeier, N. (2002) The soil fauna of an Alpine glacier foreland: Colonization and succession. Arctic Antarctic and Alpine Research 34: 242-250.
- Kaufmann R. & Raffl C. (2002) Diversity in primary succession: The chronosequence of a glacier foreland. In: *Global Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, Körner C, Spehn E (eds) Parthenon Publishing, London. pp. 177-190.
- Koch, E.-M. (2006) Fraßdruck herbivorer Arthropoden in der Primärsukzession eines Gletschervorfeldes, Rotmoostal (Öztaler Alpen, Tirol). Diplomarbeit, Universität Innsbruck, 77 S.
- König, T. (2006) Nahrungsbeziehungen und primäre Ressourcen epigäischer Wirbelloser eines Gletschervorfeldes (Rotmoosferner, Tirol) - eine Studie basierend auf den stabilen Isotopen  $^{15}\text{N}$  und  $^{13}\text{C}$ . Diplomarbeit, Technische Universität Darmstadt, 71 S.
- Matthews, J.A. & Whittaker R.J. (1987) Vegetation succession on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, Norway: a review. Arctic and Alpine research 19: 385-395.
- Meyer, E. & K. Thaler (1995) Animal diversity at high altitudes in the Austrian Central Alps. In: Arctic and Alpine Biodiversity, Körner C, Chapin FS (eds), Springer, Berlin, Heidelberg, 95-106.
- Raso L., Sint D., Kaufmann, R. & Traugott, M. (2008) Assessing trophic interactions in pioneer communities: macro-invertebrate food webs in recently deglaciated alpine areas. Ber. nat.-med. Verein Innsbruck, Supplementum 18: 42.
- Schallhart, N. (2005) Das Beutespektrum der räuberdominierten Kolonisatoren-gemeinschaften im Gletschervorfeld des Rotmoosferners (Öztaler Alpen, Tirol), Diplomarbeit, Universität Innsbruck, 104 S.
- Spitaler, T. (1998) Einfluss der Herbivorie auf die Sukzession in einem Gletschervorfeld. Diplomarbeit, Universität Innsbruck, 104 S.
- Sugg, P.M. & Edwards, J.S. (1998) Pioneer aeolian community development on pyroclastic flows after the eruption of Mount St. Helens, Washington, U.S.A. Arctic and Alpine Research 30: 400-407.
- Swan, L.W. (1963) Aeolian zone. Science 140: 77-78.
- Vater A.E. (2006) Invertebrate and arachnid succession on selected glacier forelands in southern Norway. Dissertation, University of Wales, Swansea, 372 S.

## Verzeichnis der AutorInnen

Rüdiger Kaufmann  
 Universität Innsbruck  
 Institut für Ökologie  
 Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich  
 Ruediger.Kaufmann@uibk.ac.at

Eva-Maria Koch,  
 Universität Innsbruck  
 Alpine Forschungsstelle Obergurgl  
 Sternwartestr. 15, 6020 Innsbruck, Österreich  
 Eva-Maria.Koch@uibk.ac.at



