

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 48 (1971)

Artikel: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden : Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche sowie standortkundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos

Autor: Gigon, Andreas

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308376>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES
DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE, STIFTUNG RÜBEL, IN ZÜRICH
48. HEFT

Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden

**Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche
sowie standortskundliche Untersuchungen im Nardetum
und im Seslerietum bei Davos**

von
ANDREAS GIGON

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

1971

Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden

**Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche
sowie standortskundliche Untersuchungen im Nardetum
und im Seslerietum bei Davos**

von
ANDREAS GIGON

**Eidgenössische Technische Hochschule
Institut für Spezialgeobotanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2**

Inhalt

Vorwort	7
A. Einleitung und Problemstellung	9
B. Grundlagen	12
I. Zu Bodenreaktion und Kalkfrage	12
II. Zur Frage nach den unabhängigen, den unmittelbar wirkenden, den entscheidenden und den «verantwortlichen» Standortsfaktoren	14
III. Zur Konkurrenz	16
1. Konkurrenzfaktor und Konkurrenzbeziehung	16
2. Ökologische Bedeutung der Konkurrenz; physiologisches und ökologisches Verhalten; für das Fehlen verantwortliche Faktoren	19
3. Zusammenleben	21
4. Konkurrenzkraft	21
5. Relativer Verdrängungskoeffizient, Dichteeffekte	22
IV. Begriffe und Abkürzungsverzeichnis	24
C. Methoden und Material	26
I. Vegetationskundliche Methoden	26
II. Methoden der Mikroklimamessung	27
III. Bodenphysikalische Methoden	28
IV. Bodenchemische Methoden	28
V. Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche mit adulten Pflanzen	31
D. Allgemeine Charakterisierung des Untersuchungsgebietes, der Standorte und der Versuchsorte	43
I. Geographische Lage, Klima und Geologie	43
1. Geographische Lage	43
2. Allgemeinklima	43
3. Geologie und Vergletscherung	46

II. Allgemeine und pflanzensoziologische Charakterisierung der Vegetation der untersuchten Standorte	46
1. Physiognomie und Bewirtschaftung	46
2. Vegetationstabelle und Substrattreue der Arten	48
3. Synsystematik des <i>Nardetum</i> und des <i>Seslerietum</i>	51
III. Bodenprofile und Bodenbildung	52
1. Boden unter dem <i>Nardetum</i>	52
2. Boden unter dem <i>Seslerietum</i>	52
3. Zur Bodenbildung auf Silikat und auf Karbonat	53
E. Spezielle Charakterisierung der untersuchten Standorte auf Silikat und auf Karbonat	56
I. Standortskundliche Kriterien der Vergleichbarkeit der untersuchten Probenflächen	56
II. Mikroklima, insbesondere Bodentemperaturen	56
1. Mikroklimatischer Vergleich von einander entsprechenden Silikat- und Karbonatstandorten	56
2. Exponentielle Temperaturmittel im Oberboden	61
III. Wasserfaktor und bodenphysikalische Untersuchungen	66
1. Wassergehalte, Desorptionskurven und Wasserversorgung	66
2. Scheinbare Dichte und Untersuchung der größten Kornfraktionen	71
IV. Bodenchemismus	71
1. Allgemeines	71
2. Karbonatgehalt	72
3. Bodenreaktion und austauschbare Wasserstoffionen	73
4. Stickstoffversorgung	78
5. Gehalt an pflanzenaufnehmbarem Phosphat und Kalium	78
6. Gehalt an austauschbarem Kalium, Natrium, Kalzium und Magnesium ...	79
7. Kationenumtauschkapazität und Basensättigung	80
8. Gehalt an austauschbarem Aluminium	80
9. Humusgehalt	80
F. Ökologische Bedeutung der festgestellten Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonatboden und Versuche mit charakteristischen Arten	82
I. Vorkommen einiger bisher in der Arbeit als karbonattreu angesehener <i>Seslerietum</i> -Arten auf saurem bis mäßig saurem Silikatboden im Untersuchungsgebiet	82
II. Vorkommen von silikattreuen <i>Nardetum</i> -Arten und karbonattreuen <i>Seslerietum</i> -Arten auf schwach sauren bis neutralen Böden im Untersuchungsgebiet	83
III. Substratspezifität einiger bisher in der Arbeit noch nicht untersuchter Arten nach Angaben der Literatur	84
IV. Keimversuche und Literaturangaben über Keimung	86
V. Verpflanzung von <i>Nardus stricta</i> und <i>Sesleria coerulea</i> in der Natur	91

VI. Konkurrenzversuche mit adulten Pflanzen auf Silikat- und auf Karbonatboden	93
1. Natur der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen <i>Nardus stricta</i> und <i>Sesleria coerulea</i> bzw. zwischen <i>Sieversia montana</i> und <i>Scabiosa lucida</i>	94
2. Konkurrenz zwischen <i>Nardus stricta</i> und <i>Sesleria coerulea</i>	95
3. Konkurrenz zwischen <i>Sieversia montana</i> und <i>Scabiosa lucida</i>	109
VII. Ergänzende Kulturversuche mit adulten Pflanzen auf Silikat- und auf Karbonatboden	116
1. Wachstum von <i>Carex sempervirens</i> auf Silikat- und auf Karbonatboden ...	116
2. Wachstum von <i>Gentiana kochiana</i> und <i>G. clusii</i> auf Silikat- und auf Karbonatboden	119
3. Wachstum einiger weiterer Arten auf Silikat- und auf Karbonatboden	119
VIII. Einfluß der Form der Stickstoffernährung auf das Wachstum einiger Arten ...	121
IX. Allgemeiner Vergleich des Wachstums auf dem Strelaberg (2355 m) mit dem in Birmensdorf (555 m)	124
G. Ökologischer Gesamtüberblick	126
1. Karbonat – ein weitverbreiteter Extremstandort	126
2. Die Produktivität des <i>Seslerietum</i> ist größer als die des <i>Nardetum</i>	127
3. Der Konkurrenzfaktor ist vor allem für das Fehlen vieler <i>Seslerietum</i> -Arten im <i>Nardetum</i> von ökologischer Bedeutung	128
4. Die entscheidenden unabhängigen und die entscheidenden unmittelbar wirkenden Standortsfaktoren sowie das Wirkungsnetz zwischen ihnen	129
5. Die Artengarnitur des <i>Nardetum</i> und des <i>Seslerietum</i>	131
6. Die Frage nach der Hauptursache für den Unterschied zwischen der Vegetation des <i>Nardetum</i> und der des <i>Seslerietum</i>	135
H. Anhang – Die Lebensgemeinschaft (nicht die Pflanzengemeinschaft) kann mit dem Organismus parallelisiert werden; der Begriff der funktionellen Artengruppe	139
Zusammenfassung	145
Résumé	148
Summary	151
Literatur	154

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1966–1970 am Geobotanischen Institut (Stiftung Rübel) der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich, an der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf bei Zürich, und im Gebiet des Strelapasses und vom Gotschnagrät oberhalb Davos. Ihre Durchführung war nur möglich dank der tatkräftigen Mithilfe von Menschen aus den verschiedensten Lebensbereichen.

In erster Linie danke ich Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT, unter dessen Leitung die vorliegende Dissertation entstand, für seine großzügige Unterstützung bei der Verwirklichung meiner Forschungspläne, für wertvolle Ratschläge bei der Durchführung der Untersuchungen, auch anlässlich mehrerer Exkursionen ins Untersuchungsgebiet, sowie aufbauende Kritik bei der Niederschrift. Die bodenphysikalischen Messungen konnten dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. F. RICHARD an der Professur für Bodenphysik (ETH-Z) durchgeführt werden. Hiefür sowie für Beratung in bodenkundlichen Fragen, auch auf einer Exkursion ins Strelagebiet, und für eine kritische Durchsicht der Arbeit spreche ich ihm meinen besten Dank aus. Herr Prof. Dr. H. ELLENBERG, Göttingen, bestärkte mich in meinem Vorhaben, das Problem experimentell anzugehen, und gab mir wertvolle Ratschläge vor allem zur Durchführung von Konkurrenzversuchen, wofür ihm hier bestens gedankt sei.

Viel Hilfe und Beratung erhielt ich von Mitarbeitern der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf ZH, so von Herrn Dr. E. SURBER und Herrn I. KÄLIN beim Bau der Thermistorenmeßinstrumente, von Herrn Dr. H. TURNER Beratung in meteorologischen und von Herrn Dr. P. SCHMID in statistischen Fragen. Herr E. FREHNER ermöglichte mir die Durchführung der Kulturversuche im Pflanzgarten der Versuchsanstalt und überwachte sie. Allen diesen Herren spreche ich hiemit meinen Dank aus.

Mit Herrn Prof. Dr. R. BACH durfte ich über Bodenbildung und andere Probleme diskutieren. Hiefür sowie für die Erlaubnis, den Atomabsorptionsspektrometer des Agrikulturchemischen Instituts zu benützen, sei ihm vielmals gedankt.

Herrn Dr. E. FREI und seinen Mitarbeitern von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau in Zürich-Reckenholz danke ich für die Durchführung einiger Bodenanalysen und die Überlassung zahlreicher unveröffentlichter Anleitungen zur chemischen Bodenanalyse.

Auch die Mitarbeiter des Geobotanischen Institutes ETH halfen mir bei meiner Arbeit. Mit Herrn PD Dr. F. KLÖTZLI durfte ich mehrmals über die Kalkfrage diskutieren, und auf seine Aufmunterung konnte ich zählen. Herrn F. GROSSMANN, dipl. Natw. ETH, danke ich für tatkräftige Hilfe auf dem Strelaberg und mehrere Gespräche. Frau M. SIEGL und Frl. T. EGLOFF halfen bei den Bodenanalysen. Frl. D. WEBER schrieb das Literaturverzeichnis ins reine, Frl. E. BRÄM zeichnete einige Abbildungen, und Herr H. SIGG photographierte die Versuche. Ihnen allen sei vielmals gedankt.

Auch in Davos habe ich vielen Personen zu danken, so dem Direktor der Gondelbahn Schatzalp–Strelapaß für die Gewährung von Freikarten für mich und meine Helfer, den jüngeren Mitgliedern der Familie CHR. FOPP für die Hilfe bei der Pflanzung auf dem Strelaberg und Frau E. BUOL für die Erlaubnis, die Versuche auf ihrem Grundbesitz durchzuführen.

Meiner Frau danke ich herzlich für die Hilfe bei den Klimamessungen und beim Schreiben der vielen Tabellen, vor allem aber für sehr viel Verständnis und Aufmunterung.

Der Schweizerischen pflanzengeographischen Kommission danke ich für einen finanziellen Beitrag an die Exkursionen und der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschungen für einen namhaften Beitrag an die Druckkosten der farbigen Abbildungen.

A. Einleitung und Problemstellung

Ein besonderer Reiz der Alpen liegt im bunten Wechsel ganz verschiedener Pflanzengesellschaften, von denen jede wieder durch neue Arten, oft mit leuchtenden Blüten und mit interessanten Anpassungen an die jeweiligen Bedingungen, charakterisiert ist. Einer der Gründe für den großen Reichtum der Pflanzendecke liegt in der Vielfalt der Gesteine, aus denen die Alpen aufgebaut sind. Silikat- und Karbonatgesteine sind die wichtigsten von ihnen.

Schon LINK (1789), WAHLENBERG (1814) und UNGER (1836) – dieser als erster in den Alpen – beobachteten, daß gewisse Pflanzenarten nur auf kalk-, also kalziumkarbonathaltigem Boden vorkommen, andere hingegen dort vollständig fehlen. Zur Erklärung der großen Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonatflora wurden zwei Theorien entwickelt:

- die chemische Theorie (WAHLENBERG 1814 und UNGER 1836), nach der für diese Unterschiede vor allem die große chemische Verschiedenheit von Silikat und Karbonat verantwortlich sein sollte; und
- die physikalische Theorie (THURMANN 1849, DE CANDOLLE 1855, DRUDE 1887 und KRAUS 1911), nach der die Unterschiede vor allem in der Verschiedenheit der physikalischen Eigenschaften von Silikat und Karbonat begründet sein sollten.

Es stellte sich in der Folge heraus, daß die chemischen Unterschiede die physikalischen an ökologischer Bedeutung wohl übertreffen.

Erst später wurde dann die Bedeutung der Konkurrenz in ihrer ganzen Tragweite erkannt.

Unter dem Titel «Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage)» hat ELLENBERG (1958) im Handbuch der Pflanzenphysiologie einen Gesamtüberblick über die Literatur zu diesem Problemkreis gegeben, wie vor ihm schon MEVIUS (1927) im Werk «Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum».

Die Hauptfrage, die mit der vorliegenden Arbeit beantwortet werden sollte, ist: Was sind die unmittelbaren Hauptursachen für den großen floristischen und ökologischen Unterschied zwischen den alpinen Rasen auf Silikatboden und denen auf Karbonatboden, im speziellen zwischen den Pflanzengesellschaften des *Nardetum* und des *Seslerietum*?

Damit die auf den Unterschieden im Substrat beruhenden Unterschiede in

der Vegetation überhaupt erfaßt werden können, dürfen nur Vegetationen miteinander verglichen werden, die im Allgemeinklima, in der Lage im Relief, im (potentiellen) Artenschatz und in der Zeit seit der Besiedlung durch Lebewesen übereinstimmen (vgl. JENNY 1958). Es müssen also alle Vegetations- und Bodenbildungsfaktoren außer dem Muttergestein konstant gehalten werden. Nur so kann erkannt werden, welche Einflüsse Silikat bzw. Karbonat auf die Vegetation haben.

In unseren Untersuchungen wurden benachbarte Südhänge auf Silikat und auf Karbonat in der alpinen Stufe bei Davos miteinander verglichen. Es wurde angenommen, daß das Allgemeinklima an beiden dasselbe sei, seit der ersten Besiedlung durch Lebewesen – nach dem Rückzug der Gletscher – an beiden Orten dieselbe Zeit verstrichen sei und daß der (potentielle) Artenschatz übereinstimme. Dauernd gelangen mit dem Wind und mit Tieren Samen vom einen Substrat auf das andere. Südhänge wurden übrigens gewählt, da an ihnen die von Unterschieden im Substrat herrührenden Unterschiede im Mikroklima besonders deutlich hervortreten.

Nach der Wahl der Probeflächen (vgl. C.I und E.I) und einer ausführlichen Bearbeitung der Grundlagen waren die einzelnen Schritte der Untersuchungen folgende:

1. Bestandesaufnahme, also Vegetationsaufnahme und Bodenprofil.
2. Mikroklimatische, bodenchemische und bodenphysikalische Charakterisierung der Standorte, um, auch als Grundlage für Experimente, zu wissen, wie sich Silikat und Karbonat in diesem konkreten Fall unterscheiden.
3. Experimentelle Abklärung, ob die Konkurrenz zwischen den Arten für das Fehlen gewisser Silikatpflanzen auf Karbonat und vice versa eine ökologische Bedeutung hat.
4. Experimentelle Prüfung der Hypothese, daß die Stickstoffform (Ammonium oder Nitrat) für das Vorkommen gewisser Arten auf nur einem der Böden verantwortlich ist. Der Stickstoff ist das Nährelement des Bodens, von dem die Pflanze die größte Menge (Anzahl Atome) benötigt (VIETS Jr. 1965). Somit ist es für die Pflanze von ausschlaggebender Bedeutung, ob sie den Stickstoff als Kation oder als Anion aufnimmt (vgl. EVERS 1964 und BOGNER 1968).
5. Untersuchung des ökologischen Verhaltens der wichtigsten Arten der beiden hauptsächlich bearbeiteten Pflanzengesellschaften, des *Nardetum* auf Silikat und des *Seslerietum* auf Karbonat, auch außerhalb der Umgebung von Davos und anhand von Literaturangaben.
6. Versuch, einen ökologischen Gesamtüberblick über das *Nardetum* und das *Seslerietum* zu geben; dabei auch der Versuch, die Beziehungen zwischen den ökologisch entscheidenden Standortsfaktoren in einem «Wirkungsnetz» gesamthaft darzustellen.

In der Terminologie von JENNY (1958) geht es bei der vorliegenden Arbeit darum, eine Lithofunktion zu untersuchen, d.h. die Abhängigkeit des «größeren Systems» (= ganze Lebensgemeinschaft), insbesondere der Vegeta-

tion und des Bodens, von den unabhängigen, gegebenen Unterschieden im Muttergestein zu ermitteln. Diese Abhängigkeit sollte möglichst nicht nur qualitativ, sondern quantitativ erfaßt werden. Es sollte also nicht nur die Lithosequenz, sondern die Lithofunktion bestimmt werden. JENNY stellt diese wie folgt dar:

$$l, v, s = f_p(p)_{cl, o, r, t}$$

- l = vom Unterschied im Muttergestein abhängige Unterschiede in den Eigenschaften der
«landscape = larger system» = ganze Lebensgemeinschaft
 - v = abhängige Eigenschaften der Vegetation
 - s = abhängige Eigenschaften des Bodens (soil)
 - p = Muttergestein (parent material) = variabler unabhängiger Faktor
 - cl = Klima
 - o = gesamter Artenschatz im Gebiet (organisms, biotic factor)
 - r = Relief
 - t = Zeit
- $\left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right\} \text{konstante, unabhängige Faktoren}$

B. Grundlagen

I. Zu Bodenreaktion und Kalkfrage

Als Kalkfrage wird der Fragenkomplex bezeichnet: was für Unterschiede bestehen zwischen der Flora bzw. Vegetation auf kalkreichen Standorten und derjenigen auf kalkarmen oder kalkfreien; was sind die Ursachen für diese Unterschiede?

Neuere Arbeiten zu diesem Thema sind: LÖTSCHERT (1959), MOONEY (1966), LUNDE (1962), PAUL (1969), PAUL und RICHARD (1968), RORISON (1960, 1967), SCHMIDT (1957), WHITTAKER und NIERING (1968), GRUBB et al. (1969).

Im folgenden sind stichwortartig einige Grundlagen zusammengestellt, die für das Verständnis der vorliegenden Arbeit wichtig sind. Ganz allgemein sind für das Vorkommen bzw. Fehlen einer Pflanzenart, die in der Flora des betreffenden Gebietes vorhanden ist, an einem bestimmten Ort (in unserem Fall auf Silikat- bzw. Karbonatboden) drei Komplexe von Ursachen verantwortlich:

1. Die Standortsbedingungen, also die Gesamtheit der Klima-, Relief- und Bodenbedingungen (= abiotische Standortfaktoren) und der im Vorhandensein anderer Lebewesen begründeten Bedingungen (= biotische Standortfaktoren), am betreffenden Ort.

2. Die in der genetisch fixierten Reaktionsnorm begründeten Reaktionen der Art auf die Standortsbedingungen. Hier kann unterschieden werden zwischen Reaktionen, die ein Vorkommen beim Wirken der betreffenden abiotischen Standortfaktoren bzw. ein Zusammenleben mit anderen Lebewesen ermöglichen, und solchen, die dies verhindern.

3. Einflüsse der Zeit. Diese sind in den genannten beiden Punkten zum Teil schon enthalten; sie sollen aber, ihrer Wichtigkeit wegen, noch besonders erwähnt werden:

- zeitliche Veränderungen der abiotischen Standortsbedingungen
- zeitliche Veränderungen der biotischen Standortsbedingungen
- Bedeutung der Zeit für die Erreichbarkeit des betreffenden Ortes durch die betreffende Pflanzenart
- Bedeutung der Zeit für den Aufbau einer lebensfähigen Population
- zeitliche Veränderungen der Reaktionen der betreffenden Art auf die Standortsbedingungen (z.B. Verschiedenheit zwischen den Reaktionen im Keimlingsstadium und im adulten Stadium)
- zeitliche Veränderungen der Reaktionsnorm, also phylogenetische Veränderungen der Art selbst.

Diese drei Komplexe von Ursachen sind zusammen mit der Flora des Gebietes verantwortlich für die Gesellschaftsbildung bei Pflanzen (vgl. auch ELLENBERG 1956). Einzelheiten hierzu werden vor allem im nächsten Kapitel erwähnt.

Der «Erfolg» einer Art an einem bestimmten Standort ist im allgemeinen dann gegeben, wenn sich an dem Standort eine lebensfähige Population erhält, sei es durch generative oder durch vegetative Vermehrung (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964). Unter Umständen können sich jedoch an einem Standort auch Arten halten, die sich dort nicht vermehren können (vgl. z.B. TAMM 1948), so durch Anflug von Diasporen aus anderen Gesellschaften oder sehr grosse Langlebigkeit.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Probleme der kausalen Vegetationskunde nur in einer genauen Standortanalyse und in möglichst naturnahen Experimenten angegangen werden können. Vergleichende Experimente mit vielen Arten unter künstlichen Bedingungen (z.B. Wasserkultur), wie sie GRIME (1965) und andere empfehlen, sind nur geeignet, das «physiologische Verhalten» (vgl. B.III.2) der Arten aufzuklären. Über die Ursachen des Zusammenlebens der Arten in der Natur, über das «ökologische Verhalten» geben sie, außer in Spezialfällen, wenig Aufschluß (vgl. auch WALTER 1968, S. 43).

Im allgemeinen ist für das Vorkommen bzw. Fehlen einer Art auf Silikat- bzw. Karbonatboden für jede Art wieder eine ganz neue Faktorenkonstellation verantwortlich (vgl. z.B. MOONEY 1962, S. 272).

Bezüglich der einzelnen Faktoren gilt das sogenannte «Relativitätsgesetz» von MITSCHERLICH-LUNDEGÅRDH (zitiert nach BRAUN-BLANQUET 1964, S. 334): «Die relative Wirkung eines Faktors ist um so größer, je mehr der Faktor sich im Minimum gegenüber den anderen Faktoren befindet. Die relative Wirkung nimmt mit steigender Intensität des Faktors dauernd ab und «diese relative Wirkung» nähert sich im Maximumgebiet der Wirkung dem Werte Null.» Dieses Gesetz ist «an die Stelle des früher vielfach angerufenen Gesetzes vom Minimum (LIEBIG) getreten». Dieses Gesetz kann nach ODUM (1967) für alle sogenannten Begrenzungsfaktoren angewandt werden, wobei es dahingehend zu erweitern ist, daß gewisse Faktoren begrenzend wirken, wenn sie im Überschuß vorhanden sind.

Als Faktorenersatz bezeichnet schon RÜBEL die Tatsache, daß Standortsfaktoren einander ersetzen können. Ein besonderer Aspekt hiervon ist formuliert im geoökologischen «Gesetz der relativen Standortskonstanz» (H. und E. WALTER 1953, S. 229): «Wenn im Wohnbezirk oder Areal einer Pflanzenart das Klima in einer bestimmten Richtung ändert, so tritt ein Wuchsort- oder Biotopwechsel ein, durch den die Klimaänderung aufgehoben wird. Diese Formulierung entspricht dem Prinzip der kleinsten Wirkung (Prinzip von LE CHÂTELIER). Sie gilt sowohl für den Hydraturfaktor als auch für den Temperaturfaktor.»

II. Zur Frage nach den unabhängigen, den unmittelbar wirkenden, den entscheidenden und den «verantwortlichen» Standortsfaktoren

Unter unabhängigen Standortsfaktoren werden Faktoren verstanden, die für den betreffenden Standort wesentlich sind, unabhängig von diesem wirken und unabhängig von diesem variieren. Es sind dies die sekundären Faktoren nach WALTER (1960) bzw. die «independent variables» nach JENNY (1941, S. 15). Für die Untersuchung der Bodenbildung hat JENNY sie gegliedert in Klimafaktoren, Relieffaktoren, Muttergestein, Artenschatz und Zeit. Diese Gliederung kann auch für die Pflanzengesellschaften übernommen werden (BACH in BRAUN-BLANQUET 1964, S. 442).

Unter den unmittelbar wirkenden Standortsfaktoren (primäre Faktoren nach WALTER 1960; Umweltfaktoren nach ELLENBERG 1968) werden die Faktoren verstanden, die unmittelbar auf die Pflanzen einwirken. Es sind dies Licht und Wärme (Energiequellen), Wasser, Nährstoffe, Giftstoffe, sogenannte mechanische Faktoren wie Verbiß, Brand, Schneedruck oder Wind, aber auch Tiere als Bestäuber und Verbreitungsvektoren.

BACH (1950, S. 136) bezeichnet als entscheidende Standortsfaktoren jene, «welche am Standort der betreffenden Gesellschaft immer vorhanden sind und in denen sich die verschiedenen Gesellschaften voneinander unterscheiden». Der Begriff «entscheidend» wird also in einem weiten Sinn verwendet und nicht nur zur Kennzeichnung jener Faktoren, die für die Verschiedenheit von zwei oder mehr Pflanzengesellschaften verantwortlich sind (vgl. B.III.2).

Entscheidende, unabhängige und unmittelbar wirkende Standortsfaktoren werden meist dann erwähnt, wenn Ursachen für die Verschiedenheit von Pflanzengesellschaften oder Böden dargelegt werden sollen. Je nach dem Problem und der Untersuchungsmethode werden dann ganz verschieden genau definierte Faktoren als entscheidend bezeichnet – entscheidend in dem Sinn, daß sie für die Verschiedenheit verantwortlich (siehe unten) sein sollten. Oft handelt es sich bei diesen Faktoren aber nur um Korrelationen zwischen Unterschieden in der Vegetation und Unterschieden in physikalisch oder chemisch meßbaren Größen, über deren Wirkung auf die Vegetation aber keine Klarheit herrscht. Manchmal werden sogar Faktoren als entscheidend bezeichnet, die mehr von der Vegetation selbst abhängen als von den unabhängigen Standortsfaktoren, z. B. das Bestandesklima oder der Humusgehalt des Bodens. In der vorliegenden Arbeit soll auch dieser Typ von Faktoren als «entscheidend» bezeichnet, dieser Begriff also in einem weiten Sinn gebraucht werden.

Als «verantwortliche» (oder «mitverantwortliche») Faktoren werden jene bezeichnet, die direkt oder indirekt eine Ursache für Unterschiede zwischen Pflanzengesellschaften sind. Dabei soll immer auch versucht wer-

den zu spezifizieren, für welchen Unterschied der betreffende Faktor verantwortlich ist.

Hinsichtlich der Direktheit der Wirkung auf die Pflanzen kann man unterscheiden:

1. Unabhängige Standortsfaktoren, die zugleich unmittelbar wirkende Faktoren sind. Beispiel: kühle Wintertemperaturen sind für das Fehlen gewisser mediterraner Arten in Mitteleuropa verantwortlich.
2. Unabhängige Standortsfaktoren, die keine unmittelbar wirkenden Faktoren sind. Beispiel: untere Montanstufe ist für das Vorkommen des *Fagetum* im Jura entscheidend (BACH 1950, S. 118).
3. Unmittelbar wirkende Standortsfaktoren, die keine unabhängigen Faktoren sind. Beispiel: Erhöhung der Stickstoffversorgung im Boden bei der natürlichen Wiederbewaldung von Grünland. Dieser Faktor beeinflusst das Pflanzenwachstum direkt, er ist also ein unmittelbar wirkender Faktor. Er ist aber kein unabhängiger Standortsfaktor, denn die Verbesserung der Stickstoffversorgung ist erst durch das Zusammenwirken von Standortsfaktoren und Vegetation eingetreten.
4. Faktoren, die weder unabhängige noch unmittelbar wirkende Standortsfaktoren sind. Beispiel: nicht flachgründiger Boden ist für das *Fagetum* im Jura entscheidend (BACH 1950, S. 118). Dieser Faktor wirkt nicht direkt auf die Pflanze, ist also kein unmittelbar wirkender Faktor; er ist aber auch kein unabhängiger Faktor, denn er ist erst durch das Zusammenwirken von den unabhängigen Faktoren und der Vegetation entstanden.

Eine eindeutige und direkte Zurückführung des Vorkommens oder Fehlens einer bestimmten Art auf einen einzelnen, bestimmten Faktor ist meist nur in Spezialfällen möglich. Beispiele dafür sind das Fehlen von *Scabiosa columbaria* auf sehr sauren Böden infolge der Giftwirkung der dort in hohen Konzentrationen vorliegenden Aluminiumionen (RORISON 1960) oder das Fehlen gewisser mediterraner Arten in Mitteleuropa infolge der harten Winter. In den meisten Fällen wirken verschiedene Faktoren zusammen, und Vegetation und Standort beeinflussen einander gegenseitig. Sollen die Kausalzusammenhänge aufgeklärt werden, so genügt es deshalb keinesfalls, einzelne «entscheidende Standortsfaktoren herauszufinden», sondern es gilt, das Problem als Ganzes anzugehen, das Wirkungsnetz zwischen den unabhängigen Standortsfaktoren zu den unmittelbar wirkenden Faktoren zu untersuchen. Implizit ist dies schon von vielen Autoren angedeutet worden, z.B. von BACH (1950), ELLENBERG (1968), aber auch schon von BRAUN-BLANQUET und JENNY (1926).

Mit der Abbildung 24 im letzten Teil der vorliegenden Arbeit wird versucht, ein solches Wirkungsnetz darzustellen und wo möglich die quantitativen Zusammenhänge mit einzuflechten (lithofunctions nach JENNY 1958).

III. Zur Konkurrenz

Über Konkurrenz und andere Typen der gegenseitigen Beeinflussung der Lebewesen und deren Bedeutung für die Lebensgemeinschaften und die Evolution ist vor allem seit dem Erscheinen von DARWINS «The Origin of Species» (1859) sehr viel geforscht worden. Wichtige neuere Arbeiten zu diesem Thema sind BORNKAMM (1963), CAPUTA (1948), DE WIT (1960), DONALD (1963), ELLENBERG (1953), GRÜMMER (1955), HARPER (1967), KNAPP (1967), JACQUARD (1968), LAMPETER (1959/60), MILTHORPE (Hg., 1961), RADEMACHER (1959), VAN DEN BERGH (1968), WHITTAKER (1969) und außerdem die Arbeiten der Japaner SAKAI und KIRA.

In der folgenden Übersicht kann kein abgeschlossenes Bild der Konkurrenz entworfen werden, sondern nur auf einige neuere Erkenntnisse und auf die Probleme bei der Erfassung der Konkurrenz hingewiesen werden. Da die Konkurrenz mit dynamischen Vorgängen verknüpft ist, scheint es mir sinnvoll, klar zu unterscheiden zwischen den Vorgängen selbst und dem Ergebnis der Vorgänge: zwischen dem Konkurrenzfaktor und der Konkurrenzbeziehung.

1. Konkurrenzfaktor und Konkurrenzbeziehung

Im folgenden werden als erstes die beiden Begriffe definiert, dann die Beziehungen zwischen ihnen erläutert und schließlich einige wichtige Gesichtspunkte zu ihnen zusammengestellt.

Konkurrenzfaktor: Unter der Konkurrenz (competition) als Faktor wird das Geschehen verstanden, das eintritt, wenn jeder von zwei oder mehr Organismen gemäß seinem Bedürfnis nach einem bestimmten Faktor oder einer «Sache» verlangt, aber die unmittelbare Versorgung bezüglich des Faktors oder der «Sache» geringer ist als die gemeinsame Nachfrage der Organismen (nach DONALD 1963, S. 3¹).

Konkurrenzbeziehung: Die Konkurrenzbeziehung im weiteren Sinne umfaßt alle Formen gesellschaftlicher Beziehungen (relations sociales nach JACQUARD 1968) außer dem Parasitismus², bei denen sich beim Zusammenleben von zwei verschiedenen Sippen (oder Organismen) mindestens eine der Sippen (einer der Organismen) in wesentlichen Wachstumsgrößen schlechter entwickelt, als wenn sie allein lebt.

Bei der Definition der Konkurrenzbeziehung wird allein vom Phänomen des Sich-schlechter-Entwickelns ausgegangen, ohne die Ursachen hierfür zu berücksichtigen.

¹ "Competition occurs when each of two or more organisms seeks the measure it wants of any particular factor or thing and when the immediate supply of that factor or thing is below the combined demand of the organisms."

² Parasitismus ist für einen der Partner eine \pm obligate Beziehung, weswegen sie gesondert betrachtet werden muß.

sichtigen. Der Grund dafür ist ein rein praktischer, nämlich, daß das Sich-schlechter-Entwickeln relativ leicht festgestellt werden kann, die Ursachen hierfür aber meist nur sehr schwer oder gar nicht eindeutig zu ermitteln sind. Oft tritt die Konkurrenzbeziehung als Ergebnis des Wirkens des Konkurrenzfaktors ein. Diese Beziehung kann bei Pflanzen aber auch eintreten, wenn eine der Sippen Stoffe ausscheidet, die für die andere Sippe schädlich sind (Allelopathie), oder als Folge größerer Anfälligkeit einer Sippe gegenüber schädlichen Umwelteinflüssen beim Zusammenleben im Vergleich zum Reinbestand oder aus anderen Gründen. Verallgemeinernd gilt: Der Konkurrenzfaktor führt zur Konkurrenzbeziehung. – Eine Konkurrenzbeziehung kann aber auch auf anderen Wegen als über den Konkurrenzfaktor entstehen.

Alle nun folgenden Ausführungen gelten nur noch für die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen.

Wichtige Gesichtspunkte zum Konkurrenzfaktor

Es muß betont werden, daß bei den Pflanzen die Wirkungsweise des Konkurrenzfaktors im wesentlichen «physikalisch oder chemisch» ist, sei es durch Entzug von Licht, Wärme, Wasser oder Nährstoffen oder durch andere Veränderungen der anorganischen Umwelt etwa durch Ausscheidung schädlicher Stoffe³ (ELLENBERG 1968). BORNKAMM (1963, S. 95) stellt fest, daß «bei der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen ... wesentlich eine reine Raumverdrängung vorherrscht; die Konkurrenzkräfte der einzelnen Arten sind weniger qualitativ als quantitativ verschieden». Unter «Raum» wird in diesem Zusammenhang weniger der physikalische Raum als die Menge verfügbarer Nährstoffe, Licht, Wasser usw. verstanden. Es gibt jedoch Spezialfälle, wo sich die Konkurrenz nicht physikalisch oder chemisch auswirkt, z. B. die Konkurrenz zwischen den Pflanzen um gewisse Tiere als Verbreitungsvektoren für Pollen, Sporen und Samen.

Wie schwierig es ist, zu erfassen, um welchen Faktor der Wettbewerb stattfindet, bringt DE WIT (1960, S. 15) zum Ausdruck, wenn er schreibt: “The description of such a growing factor is, however, ‘not necessary, always inaccurate and therefore unadvisable’!”

Bei den durch den Konkurrenzfaktor hervorgerufenen «Erscheinungen» unterscheidet JACQUARD (1968) ähnlich wie BORNKAMM (1963):

- «plastische, von Wachstumsänderungen bedingte Abweichungen»; damit sind im wesentlichen Veränderungen von Wachstumsgrößen (wie Trockengewicht, Höhe, Rosettendurchmesser, aber auch Blattstellung und Wurzeltiefgang), also morphologische Modifikationen gemeint.

³ Gemäß unserer Definition fällt die Ausscheidung schädlicher Stoffe (Allelopathie, Interferenz) nicht unter die Wirkungsweisen des Konkurrenzfaktors, sondern ist als Fall für sich zu betrachten. Durch Allelopathie kann jedoch eine Konkurrenzbeziehung entstehen.

- «Entwicklung des Bestandes infolge eines gegenseitigen Vernichtungsvorganges.» Damit sind im wesentlichen Veränderungen von Reproduktionsgrößen, sogenannte demographische Effekte, gemeint, wie Sterblichkeit, Reduktion der Samenproduktion usw.

Selbstverständlich gibt es zwischen beiden Typen von Erscheinungen viele Übergänge.

In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß die Konkurrenz nicht zwangsläufig zur Elimination der konkurrenzschwächeren Sippe vom betreffenden Standort führt. Elimination als Folge der Konkurrenz tritt im allgemeinen bei Sippen ein, die sich entweder in der Konkurrenzkraft stark unterscheiden oder sehr ähnliche Standortansprüche besitzen, also dieselbe ökologische Nische einnehmen «wollen». In vielen Fällen stellt sich ein dynamisches Gleichgewicht ein, oft als Folge des Ausweichens der Sippen in verschiedene ökologische Nischen, zum Teil sogar durch Evolution von aneinander angepaßten Sippen (vgl. HARPER 1967).

Wichtige Gesichtspunkte zur Konkurrenzbeziehung

Der Begriff «Konkurrenzbeziehung» wird meist zur Bezeichnung interspezifischer, also zwischen verschiedenen Arten herrschender Beziehungen angewandt, seltener auch für jene zwischen Individuen ein und derselben Art (intraspezifisch).

Die Konkurrenzbeziehung im weiten Sinne kann nach JACQUARD (1968) unterteilt werden in:

- Konkurrenzbeziehung im engen Sinne: Beim Zusammenleben entwickeln sich beide Arten schlechter, als wenn sie allein wachsen.
- Amensalismus(beziehung): Beim Zusammenleben entwickelt sich eine der Arten schlechter, als wenn sie allein wächst, die andere bleibt unbeeinflusst.
- Antagonismus(beziehung): Beim Zusammenleben entwickelt sich die eine Art schlechter, als wenn sie allein wächst, die andere hingegen entwickelt sich beim Zusammenleben besser.

Zur Bestimmung der Natur der gesellschaftlichen Beziehung zwischen zwei Arten muß für jede Art ermittelt werden, ob sie beim Zusammenleben⁴ («rencontre», nach JACQUARD 1968) mit der anderen besser, gleich gut oder schlechter wächst als allein. Wie dies geschieht, wird in Kapitel C.V dargestellt. Hier sei lediglich darauf hingewiesen, daß zur vollständigen Aufklärung der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten *A* und *B* die folgenden fünf Kulturen nötig sind:

$$a + b, a + a (= 2a), b + b (= 2b), a, b$$

⁴ Auf die Effekte der Trennung (séparation), die eintreten, wenn eine Art von einer anderen, an die sie obligat gebunden ist, getrennt wird, sei hier nicht eingegangen.

wobei *a* bzw. *b* Kulturen mit einer bestimmten Anzahl Individuen von *A* bzw. *B* pro Flächeneinheit bedeuten.

Die Natur der gesellschaftlichen Beziehung kann immer nur für einen bestimmten Zeitpunkt ermittelt werden. Oft bleibt dieselbe Beziehung aber über längere Zeiträume erhalten. Interessant ist, daß bei Übergängen von einer Beziehung in eine andere bestimmte Richtungen der Veränderung öfter eintreten als andere; es bestehen bestimmte Entwicklungstendenzen. So stellte JACQUARD (1968) bei der Interpretation der Versuche von CAPUTA (1948) z. B. fest, daß in vielen Mischkulturen von Gräsern aus einer Antagonismusbeziehung in der ersten Vegetationsperiode in der zweiten eine Konkurrenzbeziehung im engen Sinne entsteht. Hier führt die Erforschung der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen den Lebewesen zur Sukzessionsforschung über.

2. Ökologische Bedeutung der Konkurrenz:

Physiologisches und ökologisches Verhalten; für das Fehlen verantwortliche Faktoren

Eng verknüpft mit dem Begriff der Konkurrenz sind die beiden von ELLENBERG (1953) geprägten Begriffe:

«Physiologisches Verhalten» (*niche fondamentale*) = Verhalten der betreffenden Sippe in Abhängigkeit von den Standortbedingungen mit Ausnahme der Wirkungen des (interspezifischen) Konkurrenzfaktors und der Allelopathie. Auch Verhalten in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen in Reinkultur. Zur Klärung muß hier beigefügt werden, daß mit «Verhalten» alle Eigenschaften und Lebensäußerungen der Pflanzen verstanden werden, also sowohl die physiologischen als auch die morphologischen.

«Ökologisches Verhalten» (*niche réalisée*) = Verhalten der betreffenden Sippe in der Natur, also in Abhängigkeit von den Standortbedingungen, einschließlich der Konkurrenz und der allelopathischen Erscheinungen. Das Verhalten einer Sippe in Mischkultur mit einer oder mehreren anderen, nach ökologischen Gesichtspunkten ausgewählten Sippen, entspricht dem ökologischen Verhalten bereits weitgehend (ELLENBERG 1956).

Zwischen dem «physiologischen» und dem «ökologischen Verhalten» herrschen keine leicht überschaubaren Beziehungen: aus dem «physiologischen Verhalten», aus Versuchen in Reinkultur, kann nur in bestimmten Fällen auf das «ökologische Verhalten», also auf die Situation in der Natur geschlossen werden. Dies ist offensichtlich dann mit Sicherheit möglich, wenn der physiologische Versuch oder entsprechende Beobachtungen ergeben, daß die Sippe am betreffenden Standort nicht wachsen kann (Vergiftungs- oder Mangelerscheinungen infolge gewisser Bodeneigenschaften, Erfrieren usw.). Kann eine Sippe in Reinkultur an einem bestimmten Standort wachsen, so besteht die Möglichkeit, daß sie es auch im Zusammenleben mit anderen Sippen vermag.

Dafür ist es nicht notwendig, daß die betreffende Sippe unter den betreffenden Standortsbedingungen optimal gedeiht. Das sogenannte «ökologische Optimum», also diejenigen Standortsbedingungen, unter denen die Sippe in der Natur am häufigsten vorkommt, entspricht nicht unbedingt den Standortsbedingungen, unter denen sie physiologisch am besten gedeiht, dem «physiologischen Optimum». Nur für die wenigen vorherrschenden oder in der betreffenden Schicht konkurrenzfähigsten Sippen in einer Pflanzengemeinschaft trifft zu, daß sie an dem Standort vorkommen, an dem sie optimal gedeihen, und auch für diese Sippen gilt dies nur an allgemein günstigen Standorten (ELLENBERG 1968). Für viele konkurrenzschwache Sippen hingegen liegt das «ökologisch-soziologische Optimum im Bereich ihres physiologischen Minimums». Dies gilt z. B. für viele Trockenrasenpflanzen (ELLENBERG 1963, S. 634).

Ob nun eine Sippe an einem Standort, an dem sie physiologisch gesehen vorkommen kann, auch tatsächlich vorkommt, hängt u. a. von der komplexen Größe «Konkurrenzkraft» ab. In manchen Fällen kann diese aus der Morphologie und der Physiologie vorhergesagt werden. Beim Zusammenleben von Bäumen und nicht gut an das Waldleben angepaßten Krautpflanzen zum Beispiel eliminieren die Bäume die Kräuter mit der Zeit, da letztere den Schatten nicht ertragen. Bei der Konkurrenz zwischen nahe verwandten Sippen, sogenannten Vikaristen, wird diejenige Sippe eliminiert, die unter den betreffenden Standortsbedingungen physiologisch schlechter gedeiht (BRADSHAW, mdl. 1969). Oft können die gegenseitigen Beeinflussungen aber nur in Konkurrenzversuchen ermittelt werden. Wie äußerst stark der Konkurrenzfaktor wirken kann, geht z. B. aus den vielen bei ELLENBERG (1963) beschriebenen Versuchen hervor. Oft ist die Konkurrenz dafür verantwortlich, ob eine Sippe an einem bestimmten Standort vorkommt oder nicht.

Aus dem Gesagten wird andererseits auch deutlich, daß oft erst durch Konkurrenzversuche ermittelt werden kann, ob ein bestimmter Standortsfaktor für das Fehlen einer Sippe an einem Standort verantwortlich oder mitverantwortlich ist; denn das physiologische Schlechter- bzw. Besserwachsen bei Veränderung des betreffenden Standortsfaktors gibt hierüber, wie gesagt, noch keine sichere Auskunft. So kommt z. B. *Salvia pratensis* sogar in der Natur unter Bedingungen vor, wo sie wegen Wasser- und Stickstoffmangels ausgesprochen schlecht wächst: im *Xerobrometum* auf dem Bollenberg (oberrheinische Tiefebene) bildet sie Rosetten von maximal 10 cm Durchmesser, im trockenen *Arrhenatheretum* solche von über 20 cm. Selbstverständlich beeinflußt auch der Konkurrenzfaktor dabei das Wachstum. Physiologisch gesehen, würde man es aber kaum für möglich halten, daß eine Pflanze auch unter Bedingungen vorkommen kann, wo sie nicht einmal halb so gut gedeiht wie unter anderen, «mittleren» Bedingungen.

Versuchspläne und Gesichtspunkte zur praktischen Durchführung von Untersuchungen

- der Natur der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen zwei Sippen
- der Bedeutung des Konkurrenzfaktors

- der Frage, ob ein Faktor im Zusammenwirken mit dem Konkurrenzfaktor für das Fehlen einer Art an einem bestimmten Standort verantwortlich oder, besser, mitverantwortlich ist
sind am Beispiel der Versuche der vorliegenden Arbeit in C. V dargelegt.

3. Zusammenleben

Das «physiologische Verhalten» und die Konkurrenz geben nur ein unvollständiges Bild von den «Kräften», die in einer Pflanzengemeinschaft herrschen. Sie erklären das Zusammenleben (Kohabitation) verschiedener Arten und die mehr oder weniger dynamischen Gleichgewichtszustände zwischen den Arten nur unvollständig. Auch diejenigen Eigenschaften der Arten, die das Zusammenleben ermöglichen, müssen untersucht werden (vgl. BRADSHAW 1969). Das Zusammenleben kann darin beruhen, daß die verschiedenen, an einem Standort vorkommenden Arten verschiedene ökologische Nischen einnehmen, z.B. in verschiedenen Bodenhorizonten wurzeln, sich zu verschiedenen Jahreszeiten entwickeln usw. Sie wachsen dann aus morphologischen oder physiologischen Gründen eigentlich nebeneinander (Neutralismusbeziehung nach JACQUARD 1968). Dieses Nebeneinanderwachsen kann aber auch dadurch ermöglicht werden, daß die Pflanzenarten einander in verschiedene ökologische Nischen drängen, wie das aus der Tierökologie schon lange bekannt ist. Weitere Möglichkeiten des Zusammenlebens sind die Symbiose (Mutualismus und Kooperation, nach JACQUARD 1968), ja sogar der Parasitismus, sofern durch ihn der Wirt nicht eliminiert wird.

Die Möglichkeit, daß der Ort, an dem ein Individuum einer Art gelebt hat, von derselben Art eine Zeitlang nicht mehr besiedelt werden kann, also für andere Arten frei steht, und die ganzen dynamischen Komponenten des Zusammenlebens können hier nur erwähnt werden.

4. Konkurrenzkraft

Die Konkurrenzkraft einer Art, also die Fähigkeit, eine andere Art durch Konkurrenz zu beeinträchtigen, zu verdrängen und dann eventuell zu eliminieren, ist keine konstante Größe! Sie hängt ab von den morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Art und ist somit von Standort zu Standort verschieden. Auch ist sie bezüglich jedes Konkurrenten wieder anders⁵. Schließlich spielt die Zeit in mannigfacher Weise in das Konkurrenzgeschehen hinein, da ja das «Verlangen nach einem Faktor oder einer Sache» an sich schon ein dynamischer Vorgang ist. Auch ändert die Konkurrenzkraft im Laufe der Ontogenie der Pflanze. Im Keimlingsstadium sind die gesellschaftlichen Beziehungen ganz andere als im adulten Stadium (vgl. z.B. VAN DEN BERGH 1968).

⁵ An einem bestimmten Standort kann sich eine Art gegenüber ähnlichen Konkurrenten (gleiche Lebensform, ähnliche Wachstumsgeschwindigkeit, ähnlicher Entwicklungsrhythmus) jedoch ähnlich verhalten (vgl. JACQUARD 1968: *agressivité* und *résistance à l'agression*).

Die Ansprüche der Pflanze an die Umwelt sind im Laufe des Jahres verschieden, wie auch die Standortsfaktoren selbst zeitlichen Schwankungen unterworfen sind.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die Erstbesiedlung und die Durchdringungsgeschwindigkeit hingewiesen. Die erstbesiedelnde Art kann das Eintreten des auf Grund der Konkurrenzkräfte erwarteten Gleichgewichtszustandes verlangsamen, zum Teil sogar unmöglich machen. Die Durchdringungsgeschwindigkeit hängt eng damit zusammen und wird definiert als die «Geschwindigkeit, mit der der spätere Gleichgewichtsanteil zwischen den Arten erstmalig erreicht wird» (BORNKAMM 1963, S. 99).

Übersichten über wichtige morphologische und physiologische Eigenschaften, von denen die Konkurrenzkraft der Arten abhängt, sind z.B. in ELLENBERG (1956) und KNAPP (1961) gegeben.

5. Relativer Verdrängungskoeffizient, Dichteeffekte

Zur mathematischen Fassung der Konkurrenz zwischen zwei Arten hat DE WIT (1960), beruhend auf den Arbeiten von VAN DOBBEN (1955) und anderer holländischer Forscher, den relativen Verdrängungskoeffizienten eingeführt (relative crowding coefficient). Er erlaubt es, an einem bestimmten Zeitpunkt das Ausmaß der Verdrängung einer konkurrenzschwächeren Art durch eine konkurrenzstärkere zahlenmäßig festzuhalten. Die Versuche müssen jedoch nach dem Ersetzungsprinzip (replacement principle) aufgebaut sein, d.h. die Summe der relativen Frequenzen z (siehe unten) muß in allen Mischkulturen immer 1 sein. Der relative Verdrängungskoeffizient der Art A bezüglich der Art B wird definiert als:

$$k_{A,B} = \frac{O_A}{z_A \cdot M_A} : \frac{O_B}{z_B \cdot M_B}$$

Wobei:

O = Produktivität pro Fläche in Mischkultur (z.B. kg oder Anzahl Körner/m², Halme/m², TrG./m² ...)

M = Produktivität pro Fläche in Reinkultur (Monokultur)

z = relative Frequenz (nach VAN DEN BERGH 1968) der betreffenden Art in der Mischkultur
 $= \frac{Z_{\text{Mischkultur}}}{Z_{\text{Reinkultur}}}$ wobei Z = Anzahl Individuen der betreffenden Art pro Fläche bei der Pflanzung

Für jede Art wird also der Quotient aus der Produktivität in Mischkultur und der Produktivität in Reinkultur gebildet, und zwar bezogen auf dieselbe Fläche (deshalb die Standardisierung mit der relativen Frequenz). Ist dieser Wert größer als 1, so bedeutet dies, daß die betreffende Art in Mischkultur besser gedeiht als in Reinkultur; ist er kleiner als 1, daß sie in Mischkultur infolge der Konkurrenz schlechter gedeiht als in Reinkultur. Der Quotient aus den soeben für die beiden Arten erhaltenen Werten ergibt den relativen Verdrängungskoeffizienten. Ist er größer als 1, so verdrängt die Art A die Art B , ist er kleiner als 1, so ist das Gegenteil der Fall. Ist er 1, so halten sich die beiden Arten die Waage oder sie beeinflussen einander nicht.

In diesem Zusammenhang muß auf die sogenannten Dichteeffekte hingewiesen werden, die das Bild der Konkurrenz stark verwischen können, oft zu Mißverständnissen und Fehlinterpretationen Anlaß geben und in der Betrachtungsweise von DE WIT zum Teil nicht genügend scharf erkannt worden sind.

Aus vielen Untersuchungen (vgl. z. B. DONALD 1963, HARPER 1967) geht hervor, daß sich eine gewisse Zeit nach der Pflanzung in dichter Reinkultur für jede Art eine bestimmte Produktivität/Fläche oft bei einer bestimmten Dichte (gemessen als Anzahl Individuen/Fläche; Anzahl Stengel/Fläche, Deckungsgrad usw.) einstellt. War die ursprüngliche Dichte sehr hoch, so vermindert sie sich infolge der intraspezifischen Konkurrenz, bis sie den erwähnten Wert erreicht; war sie sehr niedrig, so erhöht sie sich, wenn dies möglich ist, zum Beispiel durch vegetative Ausbreitung, bis sie eben denselben Wert erreicht. Wird nun bei Konkurrenzversuchen in einer zu geringen Dichte gepflanzt, so erhöhen beide Arten ihre Dichte, und eine gegenseitige Förderung durch das Zusammenleben wird vorgetäuscht; ist keine Erhöhung der Dichte möglich, so beeinflussen die Arten einander nicht, und die Folge ist Neutralismus. Aber auch eine zu große Dichte kann das Ergebnis von Konkurrenzversuchen verfälschen. So stellte DELVAUX (1970) zum Beispiel fest, daß bei großer Pflanzdichte diejenigen Individuen dauernd im Vorteil bleiben, die bei der Pflanzung zufällig kräftiger waren, auch wenn sie eigentlich anlagemäßig nicht die konkurrenzstärkeren sind.

Bei den in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Konkurrenzversuchen wurden die Pflanzen so dicht gepflanzt, daß erwartet werden durfte, daß sie bald nach dem Anwachsen, spätestens aber kurz nach dem ersten Überwintern in Konkurrenz miteinander treten würden. Jedes Besserwachsen in Mischkultur beruht somit nicht auf einem Dichteeffekt, sondern auf der Verdrängung des Partners, also auf Konkurrenz.

Eine Kontrollmöglichkeit dafür, ob wirklich das Besserwachsen der einen Art dem Schlechterwachsen der anderen entspricht, stellt die Größe des relativen Ertragstotalis (RYT = relative yield total) dar. Dieser Begriff ist nach VAN DEN BERGH (1968) definiert als

$$RYT = \frac{O_A}{M_A} + \frac{O_B}{M_B}$$

Er ist also die Summe der relativen Erträge in Mischkultur der beiden Arten A und B . Relative Erträge eignen sich besser zur Charakterisierung des Besser- bzw. Schlechterwachsens als absolute, da Absolutwerte des Ertrages für jede Art physiologisch wieder etwas anderes bedeuten. So sind zum Beispiel 50 g von *Lolium perenne* etwas völlig anderes als 50 g von *Trifolium repens*. Und auch in der Zeit verändert sich der biologische Wert des Ertrages: 50 g einer jungen Pflanze sind etwas ganz anderes als 50 g einer alten (VAN DEN BERGH 1968). Es hat sich nun gezeigt, daß, wenn wirklich jedem Besserwachsen der einen Art

ein Schlechterwachsen der anderen entspricht, das $RYT = 1$ ist. Sofern die Versuche nach dem Ersetzungsprinzip aufgebaut sind, gilt dies unabhängig vom Mischungsverhältnis der beiden Arten. Übrigens bedeuten $RYT > 1$, daß eine der Arten von der Anwesenheit der anderen profitiert, wie zum Beispiel beim Zusammenleben von *Lolium perenne* und *Trifolium repens* (DE WIT et al. 1966).

Auf die von DE WIT (1960) entwickelte, sehr übersichtliche Darstellungsart der Ergebnisse von Rein- und Mischkulturversuchen als Ersetzungsdiagramme wird auf Seite 95 eingegangen.

IV. Begriffe und Abkürzungsverzeichnis

1. Begriffe

Pflanzengemeinschaft = konkreter Einzelbestand; gesetzmäßige, von ihrer Umwelt abhängige, konkurrenzbedingte Kombination von Pflanzenarten. Entspricht ungefähr dem «Assoziationsindividuum» nach BRAUN-BLANQUET

Pflanzengesellschaft = Vegetationseinheit = abstrakte Einheit der pflanzensoziologischen Systematik, die als Typ aus dem Vergleich der Artenlisten vieler verschiedener Pflanzengemeinschaften hervorgegangen ist. Als rangloser Typenbegriff in der pflanzensoziologischen Systematik gebraucht (ähnlich «Sippe» oder «Taxon» in der Sippensystematik)

Standortsfaktoren = klimatische, orographische, edaphische und biotische Gegebenheiten, die am Wuchsort auf die Pflanze wirken

entscheidende	}	vgl. S. 14–15
unabhängige		
unmittelbar wirkende		
Konkurrenzbeziehung	}	vgl. S. 16–18
Konkurrenz s.l. und s.str.		
interspezifisch		
intraspezifisch		
Amensalismus	}	vgl. S. 19
Antagonismus		
Physiologisches Verhalten	}	vgl. S. 19
Ökologisches Verhalten		

Treugrade der Arten zur Pflanzengesellschaft bzw. zum Substrat (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964 und ELLENBERG 1956):

«treu» = ausschließlich oder nahezu ausschließlich an eine einzige Gesellschaft bzw. an ein einziges Substrat gebunden

«vag» = in sehr zahlreichen Gesellschaften (bzw. Substraten) vorkommend, und zwar überall Stetigkeit, Menge und Vitalität ungefähr gleich

«fremd» = nur an abweichenden oder gestörten und daher untypischen Stellen oder nur in der Randzone spärlich und selten auftretend

Nardetum = wird in dieser Arbeit nicht in soziologischem Sinn gebraucht, sondern zur Bezeichnung von Beständen des *Nardetum alpinum* und des *Festucetum halleri*, die von *Nardus stricta* dominiert werden

Seslerietum = Kurzbezeichnung verschiedener Typen des *Seslerio-Caricetum sempervirentis*

Silikatboden = S = wird in dieser Arbeit als ein Boden verstanden, der an der Oberfläche und im Wurzelraum weniger als 0,1% Karbonat (als CaCO_3) in der 2-mm-Feinerde enthält und dessen pH-Wert $\leq 5,5$ ist. In Teil E bis G ist der Silikatboden der Versuche von Birmensdorf und vom Strelaberg gemeint (siehe S. 35)

Karbonatboden = K = wird in dieser Arbeit als ein Boden verstanden, der bis an die Oberfläche mindestens 0,5% Karbonat in der 2-mm-Feinerde enthält. Der pH-Wert ist ≥ 7 . In Teil E bis G ist der Karbonatboden der Versuche von Birmensdorf und vom Strelaberg gemeint (siehe S. 35)

Braunerde-A₁-Boden = bA₁ = der Boden mittleren pH-Wertes (pH = 5,7), der im Mineralerde-Mullhorizont einer sauren Braunerde bei Marthalen ZH entnommen wurde und der für die Versuche in Birmensdorf verwendet wurde (vgl. S. 36)

sauer	pH 3,5–4,5	} in Anlehnung an ELLENBERG 1956, S. 644
mäßig sauer	pH 4,5–5,5	
schwach sauer	pH 5,5–6,5	

Saugspannung = Wasserbindung = Feuchtigkeitstension = suction force = diejenige Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden durch die Matrix festgehalten wird (vgl. S. 28)

2. Abkürzungsverzeichnis

bA ₁	Braunerde-A ₁ -Boden von Marthalen (vgl. S. 36)
Bir.	in den Birmensdorfer Versuchen
Bo.	Boden
Ca _a , Mg _a , K _a , Na _a , Al _a , H _a	austauschbare Ionen der betreffenden Elemente
Ds	Durchschnitt
Got.	im Gebiet von Gotschnagrat
K	Karbonatboden
K _L	laktatlösliches Kalium
k _{Na,Se}	relativer Verdrängungskoeffizient von <i>Nardus</i> bezüglich <i>Sesleria</i> (vgl. B.III.5)
KUK	Kationenumtauschkapazität
mval	m.eq. = Milliäquivalentgewicht
NH ₄ —N	Stickstoff in Ammoniumform
NO ₃ —N	Stickstoff in Nitratform
n.s.	nicht signifikant
N-Serve	2-Chlor-6(trichlormethyl)-pyridin, ein Nitrifikationsgift
PO ₄ —P	Phosphor als Phosphat
pH	= pH(H ₂ O) Wo nicht anders vermerkt, bedeutet pH die Bodenreaktion in einer wässrigen Suspension
PO ₄ —P _L	laktatlösliches Phosphat
ppm	parts per million
RYT	relative yield total (relatives Ertragstotal) (vgl. B.III.5)
S	Silikatboden
S%	Basensättigungsgrad in % der KUK
s(s%)	Streuung (in % des Mittelwertes)
s \bar{x}	Standardabweichung des Mittelwertes, einfacher mittlerer Fehler
Str.	im Gebiet des Strelaberges oder in den Versuchen auf dem Strelaberg
TrG.	Trockengewicht
\bar{x}	Durchschnitt
z	relative Frequenz
ρ _a	scheinbare Dichte
%g	Gewichtsprozent
*, **, ***	mit = 5%, = 1% bzw. 0,1% Irrtumswahrscheinlichkeit gesichert
Ø	Durchmesser

C. Methoden und Material

I. Vegetationskundliche Methoden

1. Bezeichnung der Probeflächen und Aufnahme­flächen sowie Aufnahme der Pflanzenbestände

Wie in der Einleitung dargelegt, stützt sich der in dieser Arbeit angestrebte genaue Vergleich von Silikat- mit Karbonatstandorten in der alpinen Stufe vor allem auf die Aufnahme und die ökologische Untersuchung einander möglichst genau entsprechender Probeflächen auf diesen beiden Substraten. Nach welchen Kriterien diese Probeflächen vergleichbar sein mußten, wird in E. I. beschrieben. Um einen besseren Einblick in die Artenzusammensetzung zu erhalten, wurden noch weitere Flächen aufgenommen (= Aufnahme­flächen), aber nicht weiter ökologisch untersucht.

Die Probeflächen und Aufnahme­flächen wurden wie folgt bezeichnet:

Str. = Strela = im Gebiet des Strelaberges

Got. = Gotschna = im Gebiet des Gotschnagrates

S = auf Silikatboden

K = auf Karbonatboden

Ziffer = die verschiedenen Flächen wurden durch Ziffern unterschieden, wobei die einander entsprechenden Flächen dieselbe Ziffer erhielten

Die Größe der Flächen betrug 25–100 m². Es wurden möglichst homogene Stellen in großen Beständen für die Untersuchungen ausgewählt. Kleine Terrassen mit entkarbonatetem Boden in Flächen auf Karbonat wurden von den Untersuchungen ausgeschlossen oder gesondert untersucht (siehe unten).

Die Pflanzenbestände wurden nach der Methode der Schule Zürich-Montpellier (BRAUN-BLANQUET 1964), wie sie in ELLENBERG (1956) beschrieben ist, aufgenommen. Das Symbol () bedeutet, daß die betreffende Art in der Fläche selbst fehlt, im gleichen Bestand im Umkreis von 2 m um die Fläche aber vorkommt und somit in der Vegetationsaufnahme mit berücksichtigt werden muß. Der Exponent *f* (z.B. bei +^f) bedeutet, daß die betreffende Art in der Fläche edaphisch gesehen gesellschaftsfremd ist. Als solche sind nach BRAUN-BLANQUET (1964) Arten zu betrachten, die nur mit der Artmächtigkeit + bis 1 vorkommen, deren Vitalität herabgesetzt ist und die «nur an abweichenden oder gestörten und daher untypischen Stellen oder nur in der Randzone spärlich und selten auftreten». In unserem Falle handelt es sich einerseits um sogenannte Silikatpflanzen, die in einer Karbonatfläche an einer entkarbonateten Stelle vorkommen (z.B. *Vaccinium myrtillus* auf kleinen, rings von Karbonatboden umgebenen Humuspolstern mit pH 5,5–6), anderseits um sogenannte Karbonatpflanzen, die an der Silikat-Karbonat-Grenze in der Silikatvegetation vorkommen, weil sie im Untergrund oder jenseits der Grenze mit Karbonat in Kontakt sind (z.B. *Dryas octopetala*, die über ihre langen Stengel noch mit mehrere Meter entferntem Karbonat Kontakt haben kann). Ob eine Art in einer Fläche als edaphisch gesehen gesellschaftsfremd zu betrachten ist, wurde jedesmal durch Bodenuntersuchungen abgeklärt.

Es war nicht möglich, jede Fläche mehr als 1–2mal floristisch-soziologisch aufzunehmen. Bei einer erneuten Aufnahme gewisser Flächen dürften sich daher noch einige geringfügige Ergänzungen besonders bei den Moosen und Flechten ergeben, die nicht vollständig aufgenommen werden konnten.

Die Namen der Blütenpflanzen und Gefäßkryptogamen sind größtenteils nach HESS, LANDOLT und HIRZEL (1967 und im Druck), zum Teil auch nach BINZ und BECHERER (1961) angegeben.

2. Tabellarischer Vergleich und Bestimmung der Pflanzengesellschaften

Beim tabellarischen Vergleich der Vegetationsaufnahmen wurde nach der von ELLENBERG (1956) beschriebenen Methode vorgegangen. Die Pflanzengesellschaften wurden nach BRAUN-BLANQUET (1969) bestimmt.

II. Methoden der Mikroklimamessung

Die Temperaturen im Boden und in der Luft wurden mit Thermistoren (Typ 401 A) der Firma Yellow Springs Instrument Co., USA, gemessen. Thermistoren (= NTC-Widerstände) sind Halbleiter, deren Widerstand mit steigender Temperatur gesetzmäßig abnimmt. Zur Ablesung des Widerstandes der in weißen Plastikköpfchen (\varnothing 4 mm) eingebetteten Meßfühler wurden zwei identische, feldtüchtige Meßinstrumente konstruiert. Das Prinzip der Messung ist, den in einer WHEATSTONESchen Brücke vom festen zum variablen Ast fließenden Strom mit einem Mikroamperemeter zu messen. Dieser Strom ist zum Widerstand umgekehrt und somit zur Temperatur direkt proportional. Durch parallel und in Serie zum Thermistor geschaltete Widerstände wurde die exponentielle Widerstandscharakteristik des Thermistors linearisiert. Um in einem so inhomogenen Medium wie dem Boden möglichst viele Parallelmessungen durchführen zu können, wurden die Meßinstrumente so gebaut, daß an jedes Instrument 18 Thermistoren angeschlossen und mit einem Meßstellenumschalter einzeln abgetastet werden konnten. Die Messung einer vollen 18er-Serie dauerte jeweils 1 ½ Minuten. Als Stromquelle diente eine gewöhnliche 4,5-V-Trockenbatterie. Die Speissspannung wurde jeweils vor Beginn der Messungen auf einen bestimmten Eichwert eingetrimmt. Als Meßbereich wurde -5 bis $+75$ °C gewählt; die Genauigkeit beträgt im ganzen Bereich $\pm 0,5$ °C, die Zeitspanne bis zur Anzeige der Temperatur bzw. der Stromstärke maximal 90 Sekunden. Die Messungen an der Luft oder an der Bodenoberfläche geschahen ohne Strahlungsschutz, da angenommen wurde, daß so die natürlichen Bedingungen am besten erfaßt werden.

Die Messung der exponentiellen Temperaturmittel (eT -Werte) geschah nach der Zuckerinversionsmethode von PALLMANN et al. (1940) (ausführliche Beschreibung bei STEUBING 1965). Die Drehwinkel wurden nach der verbesserten Formel von SCHMITZ (1964) in °C umgerechnet. Die Methode beruht darauf, daß in einer Saccharoselösung bei tiefem pH-Wert die Saccharose in Glukose und Fruktose gespalten wird, was eine Veränderung des optischen Drehwinkels der Lösung bewirkt. Diese Reaktion ist gemäß einer Exponentialfunktion von der Temperatur abhängig, was bedeutet, daß für das exponentielle Temperaturmittel hohe Temperaturen stärker ins Gewicht fallen als tiefe. Dasselbe ist auch bei den physiologischen Prozessen in der Pflanze der Fall, weswegen die Methode ein sehr gutes Bild von den physiologisch wirksamen Mitteltemperaturen gibt. Die Glasampullen wurden ohne Hülle im Boden vergraben. Die Ampullen an der Bodenoberfläche wurden nur halb eingegraben und zum Teil mit Drähtchen verankert; sie hatten keinen Strahlungsschutz. Alle Temperaturmessungen wurden in jeder Probestelle gleichzeitig in drei verschiedenen Profilen in je 1 oder 2 Wiederholungen durchgeführt.

Die Strahlung wurde mit Sternpyranometern nach DIRMHIRN, die Differenz zwischen Einstrahlung und Rückstrahlung mit Strahlungsbilanzmessern der Firma SCHENK, Wien, gemessen. Die Sternpyranometer wandeln die Strahlung ($\text{cal/cm}^2 \cdot \text{min}$) des kurzwelligen Bereiches, vor allem $0,3$ – 3μ , in mV um; der Bereich der Strahlungsbilanzmesser liegt zwischen $0,3$ und 60μ .

Zur Messung der Evaporation wurden Piche-Evaporimeter von 25 ml mit grünen Filterpapierchen (\varnothing 3 cm, Firma SCHLEICHER und SCHÜLL, Nr. 2652) benützt.

Die Windmessung geschah mit Schalenkreuz-Handanemometern der Firma FUESS, Berlin.

III. Bodenphysikalische Methoden

1. Bestimmung der scheinbaren und der reellen Dichte

Zur Bestimmung der scheinbaren Dichte ρ_a wurden mit kleinen Stechzylindern (\varnothing 5,6 cm), mit Aushauern (\varnothing 5,4 cm) oder mit 1-l-Burgerzylindern Proben entnommen, und zwar an nicht allzu skelettreichen Stellen, da diese sowieso nicht von großer Bedeutung für die Wasser- und Nährstoffversorgung der Pflanzen sind.

Die reelle Dichte ρ_r der Böden, d.h. die Dichte der festen Bodenteilchen, wurde durch Pyknometrieren bestimmt.

2. Messung der Saugspannung (Wasserbindung): Desorptionskurven und pflanzenverwertbares Wasser

Die Saugspannung ist die Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden an der Matrix festgehalten wird. Sie wird in Atmosphären (at), in Zentimeter Wassersäule (WS_{cm}), in Millibar (mb) oder in sogenannten pF-Werten (Logarithmus der in WS_{cm} ausgedrückten Saugspannung) angegeben. Experimentell wird sie dadurch bestimmt, daß man in Druckapparaturen einen bestimmten Druck auf wassergesättigte Bodenproben einwirken läßt. Dadurch werden die Proben teilweise entwässert. Das Wasser, das beim betreffenden Extraktionsdruck in den Proben zurückbleibt, wird mit einer Saugspannung festgehalten, die (absolut) gleich oder größer als der angewandte Entwässerungsdruck ist. Die Proben für diese Messungen wurden mit Aushauern (\varnothing 5,4 cm) entnommen. Der weitere Arbeitsgang für die Bestimmung der Saugspannung ist in RICHARD und BEDA (1953) eingehend beschrieben. Die Wassergehalte bei den Saugspannungswerten 0,010 bis 0,690 at wurden mit der «Porösen-Platte-Apparatur» nach L. A. RICHARDS bestimmt, diejenigen bei Saugspannungswerten von 2 und 15 at mit der «Druckmembran-Apparatur» ebenfalls nach L. A. RICHARDS (vgl. auch GIGON 1968).

Die Desorptionskurve ist die graphische Darstellung des Zusammenhanges zwischen Saugspannung und Wassergehalt im Boden, wenn der Boden experimentell einem Austrocknungsprozeß unterworfen wird.

Aus den Werten der Desorptionskurve läßt sich die Menge pflanzenverwertbaren Wassers errechnen; dies ist der Anteil des Bodenwassers, der mit weniger als 15 at und mit mehr als $\sim \frac{1}{3}$ at gebunden ist. Wasser, das mit mehr als 15 at (permanenter Welkepunkt, *PWP*) gebunden ist, kann von der Pflanze nicht aus dem Boden aufgesogen werden. Wasser, das mit weniger als größenordnungsmäßig $\frac{1}{3}$ at (Feldkapazität, *FK*) gebunden ist, fließt unter dem Einfluß der Schwerkraft rasch in tiefer gelegene Horizonte ab. Wegen seiner nur kurzfristigen Anwesenheit im Oberboden kommt dieses sogenannte Gravitationswasser für die Versorgung der Pflanzen kaum in Betracht (vgl. RICHARD und BEDA 1953).

IV. Bodenchemische Methoden

Die chemischen Bodenanalysen wurden an 4- oder 2-mm-gesiebten, frischen oder luftgetrockneten Proben in 2–4 Wiederholungen durchgeführt. Um die Ergebnisse auf den Wurzelraum bzw. die Fläche beziehen zu können, wurde der Gewichtsanteil 4- bzw. 2-mm-Feinerde pro Liter gewachsenen Boden bestimmt und die Ergebnisse der Feinerdeanalysen damit auf das Bodenvolumen bzw. auf die Fläche umgerechnet.

Für einige wichtige chemische Bodenfaktoren wurden die Streuung s und die Standardabweichung $s_{\bar{x}}$ des Mittelwertes (\bar{x}) der Gehalte innerhalb einer Pflanzengesellschaft berechnet.

Außerdem wurde der WILCOXON-Test angewandt (VAN DER WAERDEN 1957), der bei zwei Gruppen von Meßwerten darüber Aufschluß gibt, mit welcher Irrtumswahrscheinlichkeit die beiden Gruppen aus derselben Grundgesamtheit stammen. Ist die Irrtumswahrscheinlichkeit $\leq 5\%$, so wird die Nullhypothese verworfen, d. h. es wird angenommen, daß die beiden Gruppen aus verschiedenen Grundgesamtheiten stammen. Der Vorteil des WILCOXON-Tests besteht darin, daß er auch angewandt werden darf, wenn die Meßwerte innerhalb der Gruppen nicht normal verteilt sind oder nur wenige Meßwerte vorliegen.

1. Bodenreaktion, pH

Die Bodenreaktion wurde meist an frischen, 4-mm-gesiebten Mischproben aus 8–12 Einstichen pro Probestfläche bestimmt. Diese Feinerde wurde mit ionengetauschtem Wasser zu einem dickflüssigen Brei (vgl. ELLENBERG 1958) angerührt, der 5 Stunden stehengelassen wurde, worauf, nach kräftigem Aufrühren, der pH-Wert mit einer Glaselektrode gemessen wurde (Transistor-pH-Meter, Polymetron). Zur Bestimmung des pH (KCl) wurden 20 g lufttrockene 2-mm-Feinerde mit 50 ml 0,1 n Kaliumchloridlösung aufgeschlämmt. Messung nach einigen Stunden mit Glaselektrode.

Die Durchschnitte wurden direkt aus den pH-Werten berechnet, da diese sich nicht stark voneinander unterschieden, also keine Delogarithmierung nötig war.

2. Karbonatgehalt

Der Karbonatgehalt wird je nach dem zu erwartenden Gehalt im «großen» (Gehalte $\geq 1\%$) oder im «kleinen» (Gehalte $\leq 1\%$) Passon-Gerät bestimmt. In diesem Gerät wird das Karbonat mit etwa 20%iger Salzsäure zersetzt und das entstehende Kohlendioxid volumetrisch gemessen. Die Geräte sind so geeicht, daß der Karbonatgehalt als Kalziumkarbonatgehalt abgelesen wird.

3. Pflanzenverfügbarer Stickstoff, Stickstoffmineralisation und -akkumulation

In STEUBING (1965) und GIGON (1968) sind die Methoden für diese Stickstoffanalysen ausführlich beschrieben, weswegen hier nur auf das Prinzip eingegangen wird.

Pflanzenverfügbarer Stickstoff:

Mischproben von standortsfeuchtem Boden (4-mm-gesiebt) werden so rasch wie möglich mit 1% Kalium-Aluminiumsulfat extrahiert. Im Extrakt wird das Ammonium nach der Mikrodiffusionsmethode von CONVAY (1962) vom Rest getrennt, worauf mit Neßlers Reagens der bekannte gelbe Komplex erzeugt wird, der kolorimetrisch gemessen wird. Das Nitrat im Extrakt wird mit 2,4-Xylenol zur Reaktion gebracht, das nitrierte Produkt in einer Wasserdampfdestillation vom Rest abgetrennt und kolorimetrisch gemessen. Nach ANTONIETTI (1968) sind bei diesen Analysenmethoden nur die Werte von $\geq 0,4$ mg/100 g trockener Boden zuverlässig.

Stickstoffmineralisation und -akkumulation:

Der momentane Ammonium- und Nitratgehalt des Bodens stellt kein Maß für die den Pflanzen zur Verfügung stehende Menge dieser Ionen dar; denn die bei der Mineralisation anfallenden Ammonium- bzw. Nitrationen «werden von den Wurzeln größtenteils bereits im Augenblick absorbiert, in dem sie von den Bakterien produziert werden» (ELLENBERG 1964). Die Menge des bei der Mineralisation anfallenden, von den Pflanzen aufnehmbaren Stickstoffs kann nur experimentell, im sogenannten Brutversuch (HESSELMANN 1917, ZÖTTL 1958), bestimmt werden. Dazu werden Mischproben aus 12 Einstichen in der betreffenden Probe-

fläche durch Sieben von allen lebenden Wurzeln befreit und eine gewisse Zeit lang (meist 6 Wochen) bei Bedingungen, die für die Bodenbakterien günstig sind (20 °C, 95% r. F.), in einer Feuchtkammer inkubiert. In dieser Zeit mineralisieren die Bakterien die im toten pflanzlichen und tierischen Material enthaltenen organischen Stickstoffverbindungen; Ammonium und Nitrat akkumulieren sich dabei in der Bodenprobe, weil sie nicht von Wurzeln absorbiert werden. Die Differenz zwischen dem Gehalt an Ammonium und Nitrat am Anfang der 6 Wochen und dem Gehalt am Ende wird Stickstoffakkumulation in der Feuchtkammer genannt.

Um den Verhältnissen am Standort näherzukommen, können die gesiebten Bodenproben statt den künstlichen Bedingungen in der Feuchtkammer den natürlichen Bedingungen am Standort ausgesetzt werden (ELLENBERG 1964). Dies geschieht durch Eingraben, meist für 6 Wochen, von Plastikbechern (mit Deckel), die eine 4-mm-gesiebte Mischprobe des in der Probestfläche gestochenen Bodens enthalten, in den Entnahmehorizont. Stickstoffgehalt am Ende der 6 Wochen minus Stickstoffgehalt am Anfang ergibt Stickstoffakkumulation. Die Summe der im Verlauf des Jahres gemessenen Akkumulationswerte stellt ein ungefähres Maß für die Stickstoffmenge dar, die den Pflanzen im betreffenden Boden zur Verfügung gestanden wäre. Die Summe wird Jahresangebot an mineralischem Stickstoff genannt.

Die folgenden Bodenanalysen wurden nach von Herrn Dr. E. FREI und Mitarbeitern an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau in Zürich-Reckenholz entwickelten oder verbesserten Methoden durchgeführt. Im folgenden soll nur kurz auf das Prinzip eingegangen werden (vgl. auch KLÖTZLI 1969). Alle Bestimmungen wurden 2–4mal durchgeführt. Die Abweichungen der einzelnen Meßwerte vom Durchschnitt betragen je nach der Analyse 2–5(–10)% des Mittelwertes: bei sehr geringen Gehalten sind diese relativen Abweichungen u. U. noch größer. Die Analysen wurden an 2-mm-gesiebtem, lufttrockenem Boden ausgeführt.

4. Kationenumtauschkapazität, KUK

Die lufttrockene Feinerde wird mit Bariumchlorid-Triäthanolamin-Lösung (pH 8,1) perkoliert (Perkolat I). Dann wird der bariumgesättigte Boden mit Kalziumchloridlösung perkoliert (Perkolat II). Das dabei abgetauschte Barium wird durch eine Redoxtitration gemessen und dieser Gehalt (in mval) als Kationenumtauschkapazität bezeichnet.

5. Austauschbare Wasserstoffionen, H_a

Im Perkolat I der KUK -Bestimmung wird das Triäthanolamin, das nicht durch die austauschbaren Wasserstoffionen des Bodens verbraucht worden ist, mit Salzsäure titriert. Der Vergleich mit dem Salzsäureverbrauch bei der Titration von nicht perkolierter Bariumchlorid-Triäthanolamin-Lösung ergibt die Menge austauschbarer Wasserstoffionen. Bei den sauren Böden werden mit dieser Methode auch die Wasserstoffionen erfaßt, die entstehen, wenn bei der Neutralisation des Bodens mit Bariumchlorid-Triäthanolamin das hydratisierte Aluminiumion (eine Kationsäure) in Aluminiumhydroxid übergeht (vgl. SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1962). Um den Wert für die austauschbaren Wasserstoffionen zu erhalten, muß also vom Titrationsergebnis noch der Gehalt an austauschbaren Aluminiumionen subtrahiert werden, was bei den Werten der Tabellen 12a und 12b geschehen ist.

6. Austauschbares Kalium, Natrium, Kalzium und Magnesium K_a, Na_a, Ca_a und Mg_a

Im durch Fällung mit Schwefelsäure vom Barium befreiten Perkolat I der KUK -Bestimmung wird der Gehalt an diesen Ionen durch Atomabsorption gemessen.

7. Austauschbares Aluminium, Al_a

Die lufttrockene Feinerde wird mit Kaliumchloridlösung (pH 5,7) extrahiert und perkoliert. Das Perkolat wird mit Natronlauge versetzt, bis alles ausgetauschte Aluminium in Aluminiumhydroxid übergegangen ist und alle ausgetauschten Wasserstoffionen neutralisiert sind (Umschlag von Phenolphthalein). Dann wird Natriumfluorid zugegeben, wobei für jedes mval Aluminium ein mval Natriumhexafluoroaluminat und ein mval Natronlauge entstehen. Letztere wird mit Salzsäure titriert (Phenolphthalein).

8. Laktatlösliches Phosphat und Kalium, PO_4-P_L und K_L

Die lufttrockene Feinerde wird mit Kalziumlaktatlösung im Verhältnis 1 : 50 extrahiert. Nach Entfernung des Nitrits mit Sulfaminsäure wird das Phosphat als Ammoniummolybdatkomplex (Zusatz von Ascorbinsäure) kolorimetrisch, das Kalium flammenphotometrisch bestimmt.

9. Kohlensäureextrahierbares Phosphat und Kalium

Die lufttrockene Feinerde wird mit an Kohlendioxid gesättigtem Wasser extrahiert. Im Extrakt werden Phosphat und Kalium ähnlich wie im Laktatextrakt bestimmt.

10. Austauschazidität

Die lufttrockene Feinerde wird mit einer 1*n* Kaliumchloridlösung von pH 8 extrahiert. Der Extrakt wird mit Natronlauge bis zu schwacher Rottönung von Phenolphthalein titriert; dabei werden sowohl die Wasserstoffionen als auch die Kationsäure «Aluminiumion» erfaßt. Angegeben wird die Austauschazidität in mval H^+ /100 g Boden.

11. Basensättigungsgrad, $S\%$

Dies ist der prozentuale Anteil des S -Wertes (= Summe der austauschbaren Ca-, Mg-, K- und Na-Ionen) an der Kationenumtauschkapazität.

12. Humusgehalt

Zur Bestimmung des Humusgehaltes wird der organisch gebundene Kohlenstoff in den Proben durch eine Lösung von Kaliumbichromat in konzentrierter Schwefelsäure in der Hitze völlig abgebaut (sogenannte nasse Verbrennung). Das dabei entstehende Kohlendioxid wird in Kalilauge absorbiert und gewogen. $\% \text{ Humusgehalt} = \% C \cdot 1,725$.

V. Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche mit adulten Pflanzen

1. Praktische Durchführung von Konkurrenzversuchen

Grundlagen zum Problem der Konkurrenz sind schon in B.III. dargelegt worden. Eine der Möglichkeiten, Einblicke in das Konkurrenzgeschehen zu erhalten, ist die folgende.

In einer Mischkultur werden die beiden Arten, zwischen denen die gesellschaftlichen Beziehungen untersucht werden sollen, in bestimmter Dichte⁶ (= Anzahl Individuen pro Flächeneinheit) und meist im Verhältnis 1:1 wachsen gelassen. Beide Arten werden außerdem in Reinkulturen wachsen gelassen, in denen die Dichte gleich groß ist wie die Gesamtdichte in der Mischkultur. Die Dichte der einzelnen Art in Reinkultur ist also doppelt so gross wie ihre Dichte in Mischkultur.

⁶ Auf einige Gesichtspunkte bei der Wahl der Dichte und auf die sogenannten Dichteeffekte wurde in Kapitel B.III.5. eingegangen.

Das «Besser-», «Gleichgut-» bzw. «Schlechterwachsen» wird nun dadurch ermittelt, daß an den Pflanzen lebenswichtige Wachstumsgrößen gemessen werden, bezüglich derer dann die Mischkultur mit den Reinkulturen verglichen wird. Solche Wachstumsgrößen sind z.B. Trockensubstanzproduktion, Samenproduktion, Anzahl Sprosse, Rosettendurchmesser, Höhe und Durchmesser der Stengel, Blattstellung. Ist die betreffende Wachstumsgröße in der Mischkultur kleiner bzw. weniger günstig ausgebildet als in der Reinkultur, so ist der Fall eindeutig: die betreffende Art wird durch die andere beeinträchtigt: es liegt in jedem Fall eine Konkurrenzbeziehung i. w. S. vor (evtl. auch Parasitismus, was aber nur durch spezielle morphologische Untersuchungen abgeklärt werden kann).

Ist die betreffende Wachstumsgröße in der Mischkultur größer bzw. günstiger ausgebildet als in der Reinkultur, so ist der Fall nicht eindeutig; es kann tatsächlich eine Förderung durch die andere Art vorliegen; es kann aber auch nur durch die geringere Intensität der intraspezifischen Konkurrenz in der Mischkultur ein besseres Wachstum als in der Reinkultur bewirkt werden. Eine direkte Beeinflussung durch die andere Art ist dies natürlich nicht. Um abzuklären, welcher Fall nun vorliegt, muß das Verhalten (Wachstumsgrößen) der betreffenden Art in Mischkultur mit dem Verhalten in einer Reinkultur verglichen werden, in der die betreffende Art dieselbe Dichte wie in der Mischkultur hat. Je nachdem, ob die Wachstumsgrößen nun kleiner, gleich groß oder größer sind, kann entschieden werden, ob Konkurrenzbeziehung i. e. S., Amensalismus, Antagonismus (siehe S. 18) oder eine andere Beziehung vorliegt.

Die Versuchsanordnung zur eindeutigen Bestimmung der Natur der gesellschaftlichen Beziehung zwischen den beiden Arten *A* und *B* besteht also aus den folgenden Kulturen:

$$a + b, a + a (= 2a), b + b (= 2b), a, b$$

wobei *a* bzw. *b* Kulturen mit einer bestimmten, mit Vorteil derselben Anzahl Individuen von *A* bzw. *B* pro Flächeneinheit bedeuten.

Übrigens sind nach den Untersuchungen von VAN DEN BERGH (1968) bei mehrjährigen Gräsern die Konkurrenzeffekte innerhalb gewisser Grenzen unabhängig vom Mischungsverhältnis.

In der vorliegenden Arbeit wurden keine Reinkulturen bei halb so großer Dichte wie die Gesamtdichte in Mischkultur angesetzt. Somit kann die Natur der gesellschaftlichen Beziehung nicht auf Grund experimenteller Ergebnisse ermittelt werden. Die Wirkungen des Konkurrenzfaktors können aber eindeutig erfaßt werden; Dichteeffekt verfälschen sie nicht, da so eng gepflanzt wurde, daß jedes Besserwachsen einer Art nur bei einem Schlechterwachsen der anderen möglich ist (vgl. S. 23).

2. Erfassung von für das Fehlen bestimmter Arten an bestimmten Standorten verantwortlichen Faktoren durch Konkurrenzversuche

Der Grundgedanke der folgenden Versuchsanordnung beruht auf den Arbeiten von ELLENBERG (z.B. 1953).

Konkurrenzversuche erlauben es, festzustellen, ob ein an einem bestimmten Standort herrschender Faktor, von dem es nicht schon aus (physiologischen) Reinkulturversuchen oder anderen Beobachtungen mit Sicherheit hervorgeht, für das Fehlen einer Art an einem bestimmten Standort verantwortlich oder mitverantwortlich ist; denn ein physiologisches Schlechter- bzw. Besserwachsen bei Veränderung des betreffenden Standortsfaktors gibt hierüber, nach dem auf S. 20 Gesagten, noch keine sichere Auskunft.

Oft werden für das Fehlen verantwortliche Faktoren «für das Fehlen entscheidende Faktoren» genannt. Der Begriff «entscheidend» ist angesichts der weiteren Bedeutung, die ihm BACH (1950) und andere gegeben haben (vgl. auch B.III.2.), für den hier besprochenen Sachverhalt weniger geeignet als der Begriff «verantwortlich».

Anhand der in dieser Arbeit durchgeführten Versuche soll gezeigt werden, wie z.B. abgeklärt wird, ob die Form der Stickstoffernährung ein für das Fehlen von *Sesleria coerulea* auf Silikatboden verantwortlicher Faktor ist. Auf Silikatboden kommt *Sesleria* nicht vor; dieser Boden unterscheidet sich vom Karbonatboden, dem natürlichen Standort von *Sesleria*, unter anderem dadurch, daß in ihm der Stickstoff nicht als Nitrat, sondern als Ammonium vorliegt. Ist diese Tatsache nun für das Fehlen von *Sesleria* verantwortlich? In Sandkulturversuchen haben BOGNER und DIETERICH (1968) gezeigt, daß *Sesleria* in sieben Monaten bei pH 3 mit Ammonium als einziger Stickstoffquelle ein 24mal geringeres Sproßgewicht erreicht als mit Nitrat, bei pH 6 ein etwa 6mal geringeres. Dieses physiologische Ergebnis stellt trotz seiner Eindeutigkeit aber keinen Beweis dafür dar, daß die Stickstoffform verantwortlich für das Vorkommen oder Fehlen von *Sesleria* ist. Denn dieses Ergebnis wurde ohne Berücksichtigung des Konkurrenzfaktors und unter recht unnatürlichen Bedingungen erhalten. Um nun abzuklären, ob Ammoniumernährung im Zusammenwirken mit der Konkurrenz tatsächlich für das Fehlen von *Sesleria* auf Silikatboden verantwortlich ist, muß diese Art in Mischkultur mit derjenigen Art (oder Arten), von der angenommen wird, daß sie *Sesleria* in der Natur durch den Konkurrenzfaktor vom Silikatboden eliminiert, bei Ammonium- und bei Nitraternährung auf Silikatboden kultiviert werden. *Nardus stricta* ist die Art, von der dies angenommen werden kann, denn sie ist dominant auf dem Silikatboden und hat dieselbe Lebensform und ähnliche Lebensansprüche wie *Sesleria*. Verdrängt nun *Sesleria* in der Mischkultur auf Silikatboden mit Nitraternährung ihren Konkurrenten *Nardus*, bei Ammoniumernährung jedoch nicht, so kann gesagt werden, daß die Form der Stickstoffernährung ein für das Fehlen von *Sesleria* auf Silikatboden verantwortlicher Faktor ist.

Das Prinzip der Versuchsanordnung zur Erfassung der «verantwortlichen» Standortsfaktoren ist einfach; die praktische Durchführung ist vor allem bei Standorten, die sich in mehrerer Hinsicht unterscheiden, äußerst schwierig, ja zum Teil unmöglich.

3. Versuchsplan

Es wurden die folgenden Pflanzenarten für die Versuche ausgewählt:

Abkürzung	Art	TrG. der gepflanzten Individuen	Bestimmter Meßwert an den gepflanzten Individuen
<i>Nardetum</i> -Arten:			
Na.....	<i>Nardus stricta</i>	1,5 g	2,4 cm ² Horstfläche/Pflanze
CaS	<i>Carex sempervirens</i>	1,1 g	1,15 cm ² Horstfläche/Pflanze
Si	<i>Sieversia montana</i>	0,7 g	3,3 Blätter \geq 3 cm/Pflanze
Gk.....	<i>Gentiana kochiana</i>	0,2 g	3,0 cm mittl. max. Blattlänge
<i>Seslerietum</i> -Arten:			
Se	<i>Sesleria coerulea</i>	1,3 g	1,0 cm ² Horstfläche/Pflanze 6 Triebe/Pflanze
CaK	<i>Carex sempervirens</i>	2,0 g	1,44 cm ² Horstfläche/Pflanze
Sc	<i>Scabiosa lucida</i>	0,3 g	3,3 Blätter \geq 3 cm/Pflanze
Gc.....	<i>Gentiana clusii</i>	0,3 g	2,8 cm mittl. max. Blattlänge
Er	<i>Erica carnea</i>	3,0 g	7 cm mittl. max. Höhe

Die Begründung für die Wahl dieser Arten wird in Kapitel F gegeben.

Die Problemstellungen der Versuche waren:

1. Können die oben erwähnten Arten auf dem Substrat, auf dem sie in der Natur nicht vorkommen, überhaupt gedeihen?

2. Spielt die Form der Stickstoffernährung (Ammonium bzw. Nitrat) eine wesentliche Rolle für das Vorkommen der betreffenden Art auf nur einem der Substrate?

Gemäß diesen Problemstellungen wurden alle Arten auf ungedüngten, mit Ammonium gedüngten und mit Nitrat gedüngten Boden gepflanzt. In Birmensdorf wurden zudem Versuche auf einem ungedüngten Boden mittleren pH-Wertes, einem Braunerde-A₁-Boden, durchgeführt.

Eine weitere Problemstellung der Versuche war:

3. Einblicke in das Konkurrenzgeschehen zwischen *Nardus* und *Sesleria* bzw. zwischen *Sieversia* und *Scabiosa* auf den beiden Substraten zu erhalten.

Deshalb wurden auch Mischkulturen mit diesen Arten gepflanzt.

Insgesamt wurden in Birmensdorf 182 Blumentöpfe bepflanzt, auf dem Strelaberg 156. Die Anzahl Wiederholungen, (1)–2–4 an jedem Versuchsort, war relativ gering, da angenommen wurde, daß die Ergebnisse auf dem Strelaberg in dieselbe Richtung weisen würden wie die des Hauptversuches in Birmensdorf, sie sich also gegenseitig sichern würden.

Die Anordnung der Pflanzen in den Blumentöpfen ist auf den Abbildungen 13 und 14 ersichtlich. *Carex sempervirens*, *Gentiana kochiana* und *Gentiana clusii* wurden nur in Reinkulturen von 8 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt. Der Abstand vom Pflanzenmittelpunkt zum Mittelpunkt der nächsten Nachbarpflanze betrug dabei 7,6 cm, zum Rand 3,8 cm. Bei *Erica* kamen 4 Pflanzen pro Blumentopf (Abstände 12,2 cm bzw. 6,1 cm). Bei den Reinkulturen von *Nardus* und *Sesleria* sowie von *Sieversia* und *Scabiosa* wurden 12 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt; bei den Konkurrenzkombinationen (immer nur zwischen zwei Arten) kamen 6 Individuen jeder Art pro Blumentopf. Das ergab Abstände von Pflanzenmittelpunkt zu Pflanzenmittelpunkt von 7,0 cm, zum Rand des Blumentopfes 3,5 cm. Die Blumentöpfe waren übrigens nur bis ungefähr 5 cm unterhalb des hellgrünen, durchscheinenden Randes gefüllt; dieser wirkte somit als beschattendes und oberirdisch einengendes Hindernis. Dies sollte verhindern, daß die randständigen Pflanzen der oberirdischen Konkurrenz einfach dadurch ausweichen konnten, daß sie über den Rand des Blumentopfes hingen. Auch wurden die einzelnen (viereckigen) Blumentöpfe so angeordnet, daß die Töpfe mit derselben Art immer in dichten Blöcken nebeneinander standen. Dies bewirkte, daß die randständigen Pflanzen, wenn sie nach einiger Zeit doch über den Rand hinaus gewachsen waren, mit den Randpflanzen des Nachbartopfes in Konkurrenz traten. Von ihnen waren sie übrigens gleich weit entfernt wie von den Nachbarn im eigenen Blumentopf.

4. Versuchsorte

Die Versuche wurden an zwei Orten durchgeführt: in Birmensdorf bei Zürich (Koordinaten 676,900/246,100; 555 m ü. M.) und auf dem Strelaberg oberhalb Davos (Koordinaten 779,940/187,060; 2355 m ü. M.).

In Birmensdorf wurden die Versuche in einem früher als Naßbeet verwendeten, 25 cm tiefen Zementbecken im Areal der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen angelegt. Dieses Zementbecken befindet sich an einem schwach geneigten, windexponierten, weiten Westhang, der ursprünglich wohl einen Buchenmischwald trug. In das Zementbecken wurde ein 14 cm hoher Holzrost eingepaßt, auf den die Blumentöpfe zu stehen kamen. Der Holzrost sollte verhindern, daß von unten, durch Aufstau, Nährlösungen von einem Blumentopf in den anderen gelangen konnten; denn bei Platzregen war der Abfluß aus dem Becken nicht rasch genug.

Auf dem Strelaberg wurden die Versuche auf einer kleinen, sehr windexponierten ebenen Terrasse in einem steilen Südosthang angelegt. Nachdem die Vegetationsdecke, ein *Caricetum firmae*, entfernt worden war, wurde eine 30–70 cm tiefe Grube von 4,1 · 3,1 m mit drei Abflüssen ausgehoben. Auf den ausgeebneten felsigen Dolomitboden dieser Grube wurde ein 4,8 cm hoher Holzrost gelegt, auf den die Blumentöpfe zu stehen kamen. Der so entstandene kleine Versuchsgarten wurde eingezäunt. Auf der Nordseite sowie auf dem nördlichen Teil der West- und Ostseite wurde außen am Zaun eine 1,10 m hohe Schilfmatte als Windschutz befestigt. Rings um die Blöcke dicht aneinander gestellter Blumentöpfe wurden im Frühling

1969 dicke Platten (5 cm) des Isoliermaterials «Sagex» befestigt, die verhindern sollten, daß bei Wind und in der Nacht die Töpfe zu stark abkühlten.

Das Lokalklima (Mesoklima) ist am Versuchsort Strelaberg weniger günstig als an den meist nach SE bis SW exponierten Probeflächen.

Das Allgemeinklima des Versuchsortes Birmensdorf ist ähnlich wie das in Zürich (vgl. Klimadiagramm in Abb. 2), außer daß alle Temperaturen 0,5–1 °C tiefer liegen. Lokalklimatisch ist auch dieser Versuchsort durch häufige Winde charakterisiert.

Im Vergleich zum Strelaberg ist das Klima in Birmensdorf durch die durchschnittlich etwa 5 °C höheren Temperaturen, die viel geringere Schneebedeckung und Frosthäufigkeit und die daraus resultierende 2- bis 3mal längere Vegetationsperiode gekennzeichnet (vgl. D.I.2).

5. Böden, Blumentöpfe und deren Füllung

Der sogenannte Silikatboden (S) wurde ungefähr 600 m südwestlich des Versuchsortes Strelaberg im Steintälli im August 1968 unter einem *Nardetum* (Aufnahme 4 in Tab. 6) entnommen. Es war nicht möglich, den Boden des A₁- und des A/C-Horizontes so weit zu zerkleinern, daß er durch das Sieb geworfen werden konnte, denn er wurde durch die Pflanzenwurzeln viel zu stark zusammengehalten und war auch viel zu feucht. Daher wurden ganze Erdschollen mit den anhaftenden Pflanzen gelöst und von Hand durch ein Sieb von 1,5 cm Maschenweite gepreßt, ohne daß dabei aber die Pflanzen mit hindurchgepreßt wurden. Einige physikalische und chemische Eigenschaften des so erhaltenen humusreichen, sandigen Lehm-bodens sind in Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Das Muttergestein ist Moränenmaterial, das größtenteils aus verschieden stark verwitterten Paraschiefern aus dem Altkristallin der Silvretta-Decke besteht.

Tabelle 1 Scheinbare und reelle Dichte, Porenvolumen und Feinerdeanteil der Versuchsböden. Probenentnahme in 0–10 cm mit Burgerzylindern am 15. 6. 1970 im Versuch Birmensdorf

Boden (auf 1,5 cm gesiebt)	Scheinbare Dichte [△] ρ_a g/cm ³	Reelle Dichte [▲] ρ_r g/cm ³	Poren- volumen [□] V_p cm ³ /dm ³	TrG. (lufttrocken) des Anteils < 4 mm g/dm ³	TrG. (lufttrocken) des Anteils < 2 mm g/dm ³
Silikat vom Strelaberg	0,82	2,29	632	615	543
Karbonat vom Strelaberg	1,06	2,32	543	525	460
Braunerde-A ₁ von Marthalen	1,08	2,60	585	1086	1038

△ Mittel aus 3 Bestimmungen

▲ Mittel aus 2–3 Bestimmungen

□ Porenvolumen: $V_p = \left(1 - \frac{\rho_a}{\rho_r}\right) \cdot 1000 \text{ cm}^3/\text{dm}^3 \text{ Boden}$

Ungefähr 150 m östlich des Versuchsortes Strelaberg wurde im Juli und August 1968 unter einem *Seslerio-Semperviretum* (Aufnahme 23 in Tab. 6) der sogenannte Karbonatboden (K) entnommen. Der Boden des A₁- und des A/C-Horizontes wurde gelockert, zerkleinert und dann durch ein Wurfsieb geworfen. Einige physikalische und chemische Eigenschaften des so erhaltenen humusreichen, sandigen Lehm-bodens sind in Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Das Muttergestein ist triadischer Dolomit der Aroser Dolomitendecke.

Braunerde-A₁-Boden (bA₁). Dieser Boden besitzt bezüglich des pH-Wertes eine mittlere Stellung zwischen dem Silikatboden und dem Karbonatboden (pH 5,5–5,7). Er wurde im Juni 1968 auf dem Buchberg bei Marthalen ZH (Koordinaten 689,850/272,920) im A₁-, zum Teil auch A₂-Horizont einer sauren und staubreichen Braunerde unter einem *Carici pilosae-Fagetum* entnommen und nur für die Versuche in Birmensdorf verwendet. Einige physikalische und chemische Eigenschaften dieses humusarmen, schwach sandigen Lehmbodens sind in Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Um die physikalischen Eigenschaften dieses, in gestörter Lagerung sehr dichten, also schlecht wasser- und luftdurchlässigen Bodens zu verbessern, wurden die obersten 20 cm der gefüllten Blumentöpfe mit 1 Liter Wannerit-Brocken (\varnothing 0,5 bis 2 cm) durchmengt.

Insgesamt wurden etwa 8 Tonnen Boden gesiebt.

Tabelle 2 Chemische Eigenschaften der Versuchsböden. Probeentnahme im Versuch Birmensdorf im Herbst 1969

Analyse in Mischproben von lufttrockener 2-mm-Feinerde	Silikatboden vom Strelaberg		Braunerde-A ₁ von Marthalen		Karbonatboden vom Strelaberg	
pH (H ₂ O-Brei, frisch, 4 mm) pH (0,1n KCl; 1 : 2,5) CO ₃ als CaCO ₃ %g	4,7–4,9 3,8 0,0		5,5–5,7 4,25 0,0		7,2–7,4 7,25 70,0	
	mg/100g	mg/l Bo.	mg/100g	mg/l Bo.	mg/100g	mg/l Bo.
NH ₄ —N-Akkumulation ^Δ	0,24	1,5	1,42	15,3	0	0
NO ₃ —N-Akkumulation ^Δ	4,00	20,5	1,41	15,4	4,49	23,6
PO ₄ —P (CO ₂ -Extrakt)	0,09	0,5	0,11	1,1	0,12	0,6
K (CO ₂ -Extrakt)	2,20	12,0	0,83	8,6	0,85	3,9
PO ₄ —P _L (Laktatextrakt) ^Δ	1,00	6,2	1,5	1,6	0,74	3,9
K _L (Laktatextrakt) ^Δ	11,7	72,0	6,5	70,6	7,1	37,2
	<u>mval</u> 100 g	<u>mval</u> 1 Bo.	<u>mval</u> 100 g	<u>mval</u> 1 Bo.	<u>mval</u> 100 g	<u>mval</u> 1 Bo.
Al _a (KCl-Austausch)	7,2	39,1	1,6	16,6	0	0
H _a (BaCl ₂ -Austausch)	29,0	157,3	12,3	127,8	2,5	11,5
Ca _a (BaCl ₂ -Austausch)	0,4	2,2	0,9	9,3	20,0	92,0
Mg _a (BaCl ₂ -Austausch)	1,1	6,0	0,6	6,2	9,0	41,4
K _a (BaCl ₂ -Austausch)	0,11	0,6	0,10	1,0	0,08	0,4
Na _a (BaCl ₂ -Austausch)	0,11	0,6	0,10	1,0	0,08	0,4
KUK (BaCl ₂ -Austausch)	26,3	142,8	10,5	109,0	41,5	190,9
Basensättigungsgrad S %	7%		16%		71%	
Austauschazidität (KCl-Extrakt) ^Δ	2,6	16,0	0,3	32,6	—	—
Humus / organische Substanz %g	11,4		3,2		10,2	

^Δ lufttrockene 4-mm-Feinerde

[▲] 4-mm-Feinerde

Die «Blumentöpfe» waren als Papierkörbe gedachte, 29 cm hohe quadratische Behälter (Öffnung 25 · 25 cm) aus Hostalen, in deren Böden (20,3 · 20,3 cm) drei 5 mm große Löcher gebohrt wurden. Nachdem auf diese Löcher 4 · 8 cm große Glaswattestückchen gelegt wor-

den waren, wurde, um guten Wasserabfluß zu gewährleisten, 3 cm hoch grober Quarzsand eingefüllt. Dann wurde bis oben mit Boden locker aufgefüllt. Nachdem sich der Boden gesetzt hatte, war die Bodenoberfläche ungefähr 5 cm unter dem Rand der Blumentöpfe. Das Volumen des Bodens betrug dann etwa 11 Liter, die bepflanzbare Oberfläche 580 cm².

6. Pflanzung

Alle Pflanzen wurden mit einem großen Erdballen ausgegraben, die «Karbonatpflanzen» in einem Mosaik von *Seslerio-Semperviretum* und *Caricetum firmæ* am Berghang oberhalb des Versuchsortes Strelaberg, die «Silikatpflanzen» in einem *Nardetum* im Steintälli. Da der Raum, auf dem ausgegraben wurde, jeweils nur 200–300 m² umfaßte, können die einzelnen Individuen jeder Art als Glieder ein und derselben Population betrachtet werden.

Möglichst gleich große Pflanzen einer Art wurden zur gleichen Zeit ausgegraben, gewaschen, abgeschnitten und dann gepflanzt, so daß alle Individuen einer Art dieselben Anfangsbedingungen hatten. Beim Waschen wurden aller Boden und die abgestorbenen Pflanzenteile sorgfältig entfernt. Bei den Rosettenpflanzen wurden anschließend alle Rosetten außer einer entfernt, bei *Sieversia* außerdem das Rhizom auf etwa 5 cm gekürzt. Bei *Sesleria*, *Nardus* und *Carex* wurden die Blätter auf eine bestimmte Länge zurückgeschnitten, bei *Erica* (Herkunft: Gärtnerei EAFV, Birmensdorf) das Sträuchlein gestutzt, damit die Pflanzen beim Anwachsen nicht wegen zu starker Transpiration vertrockneten. Schließlich wurden möglichst gleich große Individuen jeder Art in vorbereitete Löcher gepflanzt. Während des Pflanzens oder kurz nachher regnete es auf dem Strelaberg fast dauernd, so daß ein Angießen überflüssig war. In Birmensdorf wurde mit Regenwasser angegossen. Die Pflanzung auf dem Strelaberg dauerte vom 2.–9.8., in Birmensdorf vom 13.–27.8.1968. Insgesamt wurden etwa 3000 Pflanzen gepflanzt. Da auf dem Strelaberg im Winter 1968/69 alle *Nardus* und ein Großteil der *Scabiosa* und der *Sieversia* starben, wurden diese drei Arten Ende April/Anfang Mai 1969 neu gepflanzt. Auch die abgestorbenen und einige besonders schwache Individuen der anderen Arten wurden dann ersetzt.

7. Nährlösungen

Entsprechend dem Versuchsziel, auf Silikatboden und auf Karbonatboden die Wirkung von Ammonium und von Nitrat zu vergleichen, wurden für beide Versuchsorte Düngerlösungen mit genau demselben Stickstoffgehalt hergestellt. Ihre Zusammensetzung ist in Tabelle 3 ersichtlich. Den Ammoniumdüngerlösungen wurde Natriumsulfat zugegeben, damit sie sich nicht durch das Fehlen des Natriums von den Nitratdüngern unterscheiden. Außer in der Stickstoffform unterscheiden sich die Lösungen somit nur im Sulfatgehalt. Das Sulfat beeinflußt das Wachstum aber nur sehr wenig, sofern es, wie in unseren Versuchen, weder im Minimum noch in toxischer Konzentration vorliegt (HEWITT 1966, S. 198). Durch Natriumhydroxid wurden die Lösungen für den alkalischen Boden auf pH 7,0–7,2, durch Schwefelsäure die für den sauren Boden auf pH 4,2–4,6 eingestellt.

In Birmensdorf wurde gedüngt:

1968 dreimal, und zwar am 27.8.*, 4.10.* und 12.11.*

1969 siebenmal, und zwar am 12.5.*, 27.5., 28.6. (14.7.* nur N-Serve), 13.8., 29.9.* und 25.11.*

1970 fünfmal, und zwar am 26.3.*, 29.5., 12.6.*, 23.7., 1.9.*

Auf dem Strelaberg wurde gedüngt:

1968 zweimal, und zwar am 22.8. und 1.10.*

1969 fünfmal, und zwar am 16.5.*, 13.6., 15.7.*, 22.8.* und 26.9.*

1970 dreimal, und zwar am 26.6.*, 28.7., 4.9.*

* = Daten, an denen mit der Düngung eine zusätzliche N-Serve-Gabe von 70 mg/Blumentopf gegeben wurde (siehe unten)

Bei Düngung während Trockenzeiten wurde den ungedüngten Blumentöpfchen 0,5 Liter entionisiertes Wasser gegeben, damit sie sich in der Wasserversorgung nicht von den gedüngten unterscheiden.

Tabelle 3 Chemische Zusammensetzungen der Düngerlösungen, berechnet für die Stickstoffdüngung eines Blumentopfes

Ammoniumdüngung in Birmensdorf:

0,5 l entionisiertes H ₂ O (\triangle 8,6 mm Niederschlag)	
0,567 g (NH ₄) ₂ SO ₄ enthält 0,12 g N	240 ppm N
0,609 g Na ₂ SO ₄ * enthält 0,197 g Na	394 ppm Na
0,01 ml N-Serve-Emulsion enthält 2,4 mg	
2-Chlor-6(trichlormethyl)-pyridin	4,8 ppm Aktivsubstanz

Ammoniumdüngung auf dem Strelaberg:

0,5 l entionisiertes H ₂ O	
0,850 g (NH ₄) ₂ SO ₄ enthält 0,18 g N	360 ppm N
0,912 Na ₂ SO ₄ * enthält 0,296 g Na	592 ppm Na
0,015 ml N-Serve-Emulsion enthält 3,6 mg	
2-Chlor-6(trichlormethyl)-pyridin	7,2 ppm Aktivsubstanz

Nitratdüngung in Birmensdorf:

0,5 l entionisiertes H ₂ O	
0,730 g NaNO ₃ * enthält 0,12 g N	240 ppm N
enthält 0,197 g Na	394 ppm Na

Nitratdüngung auf dem Strelaberg:

0,5 l entionisiertes H ₂ O	
1,09 g NaNO ₃ * enthält 0,18 g N	360 ppm N
enthält 0,294 g Na	598 ppm Na

* In den Jahren 1968/69 wurde statt NaNO₃ Ca(NO₃)₂ gegeben, weswegen dann auch CaSO₄ · 2H₂O und nicht NaSO₄ gegeben wurde, um mit allen Lösungen dieselben Kationen zu verabreichen.

Die Summe all dieser Düngergaben beträgt für eine volle Vegetationsperiode in Birmensdorf 0,84 g N/Blumentopf, auf dem Strelaberg 0,90 g. Auf dem Strelaberg wurde mehr gegeben, da hier, infolge der höheren Niederschläge, der Verlust durch Auswaschung größer ist. Rechnet man die angegebenen Mengen auf die Fläche um, so erhält man für eine volle Vegetationsperiode 15 g N/m² \triangle 150 kg N/ha. Diese Menge ist 7–15mal so groß wie die natürliche Versorgung durch die Stickstoffmineralisation im Boden unter den beiden Rasentypen, aus denen die Pflanzen der Versuche stammen. Diese beträgt, wie auf Seite 78 dargelegt wird, beim *Nardetum* größenordnungsmäßig 10 kg N/ha, beim *Seslerietum* 20 kg. Die gedüngten Stickstoffmengen wurden so groß bemessen, da im Freiland aus Blumentöpfen der Verlust durch Auswaschung bis über 30% der gedüngten Menge betragen kann. Außerdem sollte erreicht werden, daß immer genug oder sogar ein physiologisch tragbarer Überschuß an Stickstoff im Boden vorhanden ist, was ein rasches Wachstum und somit rasch Ergebnisse herbeiführen sollte.

8. Verhinderung der Nitrifikation bei Ammoniumdüngung

Ammonium wird vor allem in gut durchlüfteten alkalischen Böden, zum Teil aber auch in sauren, sehr rasch von den Bodenbakterien zu Nitrat oxidiert: Nitrifikation (siehe z. B. GIGON 1968, KLÖTZLI 1969). Dies ist entgegen der Zielsetzung des Versuches, weshalb den Ammoniumreihen das Nitrifikationsgift 2-Chlor-6(trichlormethyl)-pyridin zugegeben wurde (= N-

Serve der DOW CHEMICAL, USA). Dieses Pyridinderivat tötet die Bodenbakterien *Nitrosomonas*, weniger auch *Nitrobacter* selektiv ab, wodurch die biologische Oxydation von Ammonium zu Nitrat unterbunden wird, schädigt aber die restliche Bodenmikroflora nicht oder nur sehr geringfügig (GORING 1962). Die höheren Pflanzen werden höchstens im Keimlingsstadium und nur durch relativ große Konzentrationen geschädigt (GORING 1962).

Nachdem sich in Vorversuchen gezeigt hatte, daß unsere Pflanzen durch N-Serve nicht geschädigt werden, wurden die *Nitrosomonas*-Populationen in den Blumentöpfen 1968 alle 6 Wochen, 1969 und 1970 etwa alle 10 Wochen (so lange dauert die Wirkung von N-Serve) vergiftet. Gemäß den Versuchen von GORING (1962) wurde dafür eine Konzentration von 10 ppm (bezogen auf lufttrockene 4-mm-Feinerde) angewandt. Für einen Blumentopf ergab dies 70 mg. Außerdem wurde den Ammoniumlösungen immer auch N-Serve in der Konzentration von 2% (bezogen auf den Stickstoffgehalt) beigegeben, um die Giftwirkung auch dann aufrechtzuerhalten, wenn nur gedüngt wird.

Nun noch einige Bemerkungen zur Anwendung von N-Serve. N-Serve ist in einer emulgierbaren Lösung mit einem Gehalt von 2 lb/US Gallon \triangleq 239,4 mg/ml erhältlich (N-Serve 24 E). Die nötigen Mengen dieser Lösung werden durch kräftiges Schütteln in die wässrigen Düngertlösungen einemulgiert. Dies darf aber nur unmittelbar (≤ 30 min) vor der Düngung geschehen, da N-Serve zum Teil in die wässrige Phase übertritt, dort aber sehr rasch zerfällt und die Konzentration somit rasch abnimmt. Selbstverständlich muß während des Düngens immer wieder geschüttelt werden.

Im Frühling 1970 zeigte sich, daß vor allem bei *Nardus stricta*, *Carex sempervirens* und *Scabiosa lucida* in vielen Blumentöpfen, die Ammonium und N-Serve erhielten, starke Schädigungen eintraten, einige Pflanzen starben sogar. Ein Vergleich mit Kontrollversuchen, bei denen nur Ammonium aber kein N-Serve gegeben wurde, ließ leider keine sicheren Rückschlüsse darauf zu, ob die Ursache der Schädigungen im N-Serve lagen. Jedoch ist anzunehmen, daß das N-Serve wegen der hohen Konzentration, in der es auf den Boden gelangt, vor allem in niederschlagsarmen Perioden schädlich wirkt, denn dann wird es nicht in den Boden eingeschwemmt: die für die ganze Bodenmenge berechnete N-Serve-Menge bleibt in der obersten Bodenschicht und vergiftet die Pflanzen.

9. Kontrolle der Stickstoffversorgung

Die in den Tabellen 4 und 5 zusammengestellten Ergebnisse von Stickstoffanalysen in ungedüngten und gedüngten Böden in Blumentöpfen können nur Anhaltspunkte für die in einem so inhomogenen Medium wie dem Boden tatsächlich herrschenden Verhältnisse geben; dies obwohl alle untersuchten Proben Mischproben von 12–30 Einstichen sind und alle Analysen doppelt ausgeführt wurden. Die Proben wurden übrigens neben den Pflanzen im nicht stark durchwurzelten Boden gestochen.

Diskussion von Tabelle 4

Ungedüngter Boden – Im Silikatboden ist eine beachtliche Menge Ammonium und sogar ein wenig Nitrat vorhanden; der Karbonatboden enthält kein Ammonium und nur wenig Nitrat; im bA₁-Boden schließlich sind nur Spuren von anorganischen Stickstoffverbindungen vorhanden. In den Proben der ersten beiden Böden konnte relativ viel Stickstoff nachgewiesen werden, weil beide Böden viel organisches Material enthalten (vgl. S. 36), das, besonders zum Zeitpunkt der Analyse, der in eine für die Bakterientätigkeit günstige Jahreszeit fiel, mineralisiert wird. Im Silikatboden akkumuliert sich vor allem Ammonium, da in Mineralböden bei tiefem pH-Wert und nicht ausgesprochen guter Sauerstoffversorgung keine starke Nitrifikation stattfindet. Auch wird Ammonium nicht leicht ausgewaschen. Im Karbonatboden ist das Endprodukt der Stickstoffmineralisation das Nitrat, das sehr leicht ausgewaschen wird. Deshalb enthält er kein Ammonium und Nitrat nur in geringer Konzentration. Der bA₁-Boden ist arm an organischem Material, weshalb in ihm nur Spuren von anorganischen Stickstoffverbindungen vorhanden sind. Sogar die Stickstoffakkumulation in gesiebten, also keine Wur-

Tabelle 4 Stickstoffgehalte in den obersten 10 cm der Blumentöpfe in Birmensdorf 1 bzw. 27 Tage (d) nach der Düngung und N-Serve-Gabe vom 13. 5. 1969 sowie N-Gehalte und Nettoakkumulation in 42 Tage lang in den Blumentöpfen inkubierten Bodenproben

Boden S = Silikat K = Karbonat bA ₁ = Braunerde-A ₁	Gehalte* 1 d nach der Düngung			Gehalte* in Frischproben 27 d nach der Düngung		Gehalte* in den 42 d in Plastikbechern (mit Deckel) in den Blumentöpfen vergrabenen Bodenproben			
	A NH ₄ -N mg/100 g	B NO ₃ -N mg/100 g	Effekt der Düngung NH ₄ -N bzw. NO ₃ -N mg/100 g	C NH ₄ -N mg/100 g	D NO ₃ -N mg/100 g	E NH ₄ -N mg/100 g	F NO ₃ -N mg/100 g	Nettoakkumulation in 42 d	
								E — A NH ₄ -N mg/100 g	F — B NO ₃ -N mg/100 g
S ungedüngt	1,72	0,46	—			1,96	4,46	0,24	4,00
K ungedüngt	0	0,21	—			0	4,70	0	4,49
bA ₁ ungedüngt	0,08	0,04	—			1,50	1,45	1,42	1,41
S _{NH₄} mit N-Serve	4,09	0,38	2,37	5,76	0,16	9,72	0,66	5,63	0,28
K _{NH₄} mit N-Serve	4,36	0,13	4,36	5,46	0,08	8,63	0,68	4,27	0,55
S _{NH₄} ohne N-Serve	4,71	0,63	2,99			4,88	5,90	0,17	5,27
K _{NH₄} ohne N-Serve	3,02	0,17	3,02			0	6,55	—3,02	6,38
S _{NO₃}	1,95	2,48	2,02	2,66	0,87	4,08	6,48	2,13	4,00
K _{NO₃}	0	2,65	2,44	0	1,38	0	6,33	0	3,68

* Alle N-Gehalte in mg N/100 g 4-mm-gesiebte und bei 105 °C getrocknete Feinerde. Durch Multiplikation mit den Werten der Tabelle 1 können sie auf mg/dm³ Boden umgerechnet werden.

zeln enthaltenden Bodenproben, die 6 Wochen in Plastikbechern in den Blumentöpfen vergraben waren, ist sehr gering. Hohe Akkumulationswerte werden aber in den beiden anderen Böden, gleichgültig ob ungedüngt oder gedüngt, erreicht. Nitrat sammelt sich an, da es aus den Plastikbechern nicht ausgewaschen werden kann. Der saure Boden enthält viel Nitrat, da durch das Sieben die Sauerstoffversorgung verbessert wurde, was Nitrifikation ermöglichte.

Düngungseffekte – Die in den verschiedenen Böden durch Düngung mit immer derselben Stickstoffmenge erzielten Erhöhungen der Stickstoffgehalte entsprechen einander recht gut. Die Erhöhungen von Nitrat sind geringer als die von Ammonium. Dies rührt daher, daß dieses Ion nicht so stark vom Humus adsorbiert wird wie das Ammonium, so daß es sofort auch in Bodenschichten unterhalb der Tiefe der Probeentnahme eingeschwemmt wird. Dies ergibt einen geringeren Gehalt in den Proben. Nach 4 Wochen war in den Blumentöpfen der Nitratgehalt in den obersten 10 cm infolge der Auswaschung auf durchschnittlich die Hälfte abgesunken. Diese Auswaschungsverluste sind in der Natur und unter unseren Pflanzen jedoch weniger bedeutsam als soeben angedeutet, denn das gedüngte oder durch Mineralisation entstandene Nitrat wird von den Pflanzen absorbiert noch bevor es ausgewaschen wird.

Nitrifikationshemmende Wirkung von N-Serve – Der Vergleich der ammoniumgedüngten und mit N-Serve behandelten Böden mit den unbehandelten zeigt nach 4 Wochen und auch nach 6 Wochen sehr deutlich die nitrifikationshemmende Wirkung von N-Serve.

Tatsächliche Stickstoffversorgung – Die Stickstoffgehalte der Bodenproben, die 6 Wochen in Plastikbechern in den Blumentöpfen vergraben waren, geben das beste Bild der tatsächlichen Stickstoffversorgung unserer Pflanzen. Die gewünschten Bedingungen wurden gut erfüllt. Nur eine konnte nicht einwandfrei erreicht werden, nämlich reine Nitraternährung auf saurem Boden. In ihm ist es wegen des Stickstoffkreislaufs unmöglich, Ammonium als Stickstoffquelle ganz auszuschalten.

Weitere Serien von Bodenanalysen des Versuches in Birmensdorf zeigten mit den erwähnten völlig übereinstimmende Ergebnisse.

Tabelle 5 zeigt Ergebnisse von Stickstoffanalysen der Böden des Versuches und von Probeflächen auf dem Strelaberg. Auch diese Ergebnisse stimmen mit dem oben Gesagten überein. Bemerkenswert ist, daß die Stickstoffgehalte in den ungedüngten Versuchsböden im allgemeinen größer sind als die im Freiland. Dies ist vor allem auf die Pflanzendecke auf den Probeflächen zurückzuführen, aber auch auf den sogenannten Mischungseffekt (ZÖRTL 1965). Dieser Effekt bewirkt, daß in gesiebten Böden wegen der beim Sieben stattfindenden Durchmischung die Bodenmikroflora homogen im Boden verteilt wird, woraus eine Verstärkung der biologischen Aktivität, also auch der Stickstoffmineralisation resultiert.

Tabelle 5 Stickstoffgehalte in den obersten 10 cm der Blumentöpfe auf dem Strelaberg, 28 Tage nach der Düngung und N-Serve-Gabe vom 15.7.69; sowie zum Vergleich Stickstoffgehalte in Frischproben (—1 bis —6 cm) der Flächen Strela S1 und K1 am 8.8.69

Boden S = Silikat K = Karbonat	Gehalt* 28 d nach der Düngung der Versuchsböden		Gehalt* in den Böden der Probeflächen		Probe- fläche
	NH ₄ —N mg/100 g	NO ₃ —N mg/100 g	NH ₄ —N mg/100 g	NO ₃ —N mg/100 g	
S ungedüngt K ungedüngt	1,70 0,37	1,16 2,22	0,13 0,50	0,16 2,00	Strela S1 Strela K1
S _{NH₄} mit N-Serve K _{NH₄} mit N-Serve	11,29 6,48	0,52 0,32	* Alle Stickstoffgehalte in mg N/100 g 4-mm-gesiebte und bei 105 °C getrocknete Feinerde		
S _{NO₃} K _{NO₃}	3,68 0,87	2,55 2,95			

Die auf dem Strelaberg 28 Tage nach der Düngung gemessenen Stickstoffgehalte (Tab. 5) sind so viel größer als die 27 Tage nach der Düngung in Birmensdorf gemessenen (Tab. 4), weil es in der betreffenden Zeitspanne in Birmensdorf mehr regnete, die Auswaschung also größer war als auf dem Strelaberg.

10. Pflege der Pflanzen

Jäten und Häckeln: Die in allen drei Böden enthaltenen Samen keimten vor allem im Sommer 1969 in recht großer Zahl. Die Böden in Birmensdorf wurden zum Teil von *Marchantia polymorpha* überwachsen. Alle diese Pflanzen wurden alle 1–2 Monate ausgerissen, wobei der Boden auch gehäckelt wurde.

Drehen um 180°: Zweimal im Jahr wurden alle Blumentöpfe um 180° gedreht, damit nicht nur ein Teil der Pflanzen vom Rand des Topfes beschattet würde und der andere nicht.

Schädlingsbekämpfung: Im September 1969 wurde *Scabiosa lucida* von Erdeulenraupen zum Teil sehr stark geschädigt. Einige Pflanzen mußten (durch gleich große) ersetzt werden. Die Raupen wurden mit Deril ausgerottet. Ende Oktober war *Scabiosa lucida* vom echten Mehltau befallen, der mit Pirox P bekämpft wurde.

Decken im Winter: Die Blumentöpfe auf dem Strelaberg wurden im Winter 1968/69 mit einer Schilfmatte, im Winter 1969/70 mit einer dünnen Strohschicht und einer Schilfmatte zugedeckt. In Birmensdorf wurden die Pflanzen bei Frostgefahr durch Auflegen von Schattenrollen vor dem Erfrieren und dem Ausfrieren einigermaßen geschützt. Trotz dieser Maßnahmen wurden vor allem im ersten Winter *Gentiana kochiana* und *G. clusii*, weniger auch *Scabiosa* und *Sieversia* an beiden Versuchsorten durch die Frosteinwirkung aus dem Boden gehoben und mußten dann wieder besser eingepflanzt werden.

11. Messungen an den Pflanzen

Nur die Messungen und Meßgrößen, die nicht selbstverständlich sind, werden besprochen.

Bei *Nardus*, *Sesleria* und *Carex* wurde 0,5 cm über dem Boden eine dünne Plastikschnur rings um den Horst herumgezogen. Der gemessene Umfang wurde, unter der Annahme, daß der Horst kreisförmig ist (was außer bei *Nardus* fast immer der Fall war), in die «Horstfläche» umgerechnet.

Bei *Scabiosa* wurde der Radius des Kreises auf dem Boden gemessen, der von den Blättern der Rosette vollständig bedeckt wurde; er entspricht ungefähr der halben Länge des längsten Blattes. Die aus diesem Radius berechnete Kreisfläche wurde «bedeckte Fläche» genannt.

D. Allgemeine Charakterisierung des Untersuchungsgebietes, der Standorte und der Versuchsorte

Eidg. Technische Hochschule

Institut für spez. Botanik

Bibliothek

8006 Zürich, Universitätstr. 2

I. Geographische Lage, Klima und Geologie

1. Geographische Lage

Das Untersuchungsgebiet, die Umgebung von Davos, liegt im östlichen Teil der Zentralalpen. Die Koordinaten von Davos-Platz (1558 m) sind: $46^{\circ}47,8'$ nördliche Breite und $9^{\circ}49,5'$ östliche Länge. Das engere Untersuchungsgebiet, vgl. Abbildung 1, umfaßt die oberhalb 2100 m, also mindestens 100 m oberhalb der heutigen, durch den Menschen bedingten Waldgrenze liegenden Gebiete der von Nordost nach Südwest verlaufenden Bergkette Casanna (2557 m)–Weißfluhjoch (2693 m)–Schiahorn (2708 m)–Strelapaß (2350 m)–Chüpfenflue (2658 m) und den west-ost verlaufenden Bergrücken Casanna–Gotschnagrät (2285 m).

2. Allgemeinklima

Abbildung 2 zeigt die Klimadiagramme nach WALTER von Davos, der Schatzalp, Zürich (aus WALTER und LIETH 1960/1967) und vom Weißfluhjoch (nach Angaben in ZINGG 1961). Aus ihnen kann man sich leicht ein Bild vom Allgemeinklima im Untersuchungsgebiet machen. Es ist dadurch gekennzeichnet, daß während des ganzen Jahres Fröste und Schneefall eintreten können. Die Niederschläge (Maximum im Sommer) sind relativ hoch, die Temperaturen, der Höhe entsprechend, relativ tief. Allerdings muß man berücksichtigen, daß die mittleren Monatstemperaturen, die ja Mittelwerte von in 2 m Höhe im Schatten gemessenen Temperaturen sind, nur ein schlechtes Bild von den Verhältnissen in der durchstrahlten bodennahen Luftschicht geben, in der alle alpinen Pflanzen leben. Dort erreichen die Temperaturen, wie aus Abbildung 6 hervorgeht, wesentlich höhere Werte, und gerade diese sind es, die, wegen der exponentiellen Temperaturabhängigkeit der Assimilation und der Atmung, für das Wachstum der Pflanzen entscheidend sind. Die Länge der Vegetationsperiode ist sehr stark von der Exposition abhängig. An den meist nach SE bis SW exponierten Probestellen ist sie je nach Höhenlage 4–5 Monate. Die Jahresmaxima der Schneehöhen (in ebener Lage) in den Monaten Januar–Dezember betragen in Davos rund 1,3 m, auf dem Weißfluhjoch rund 2,3 m (IMHOF et al. 1965 ff.).

Der Vergleich der Witterung während der Untersuchungsperiode mit den langjährigen Mittelwerten der Temperatur und der Niederschlagssummen (gemäß den Annalen und den monat-

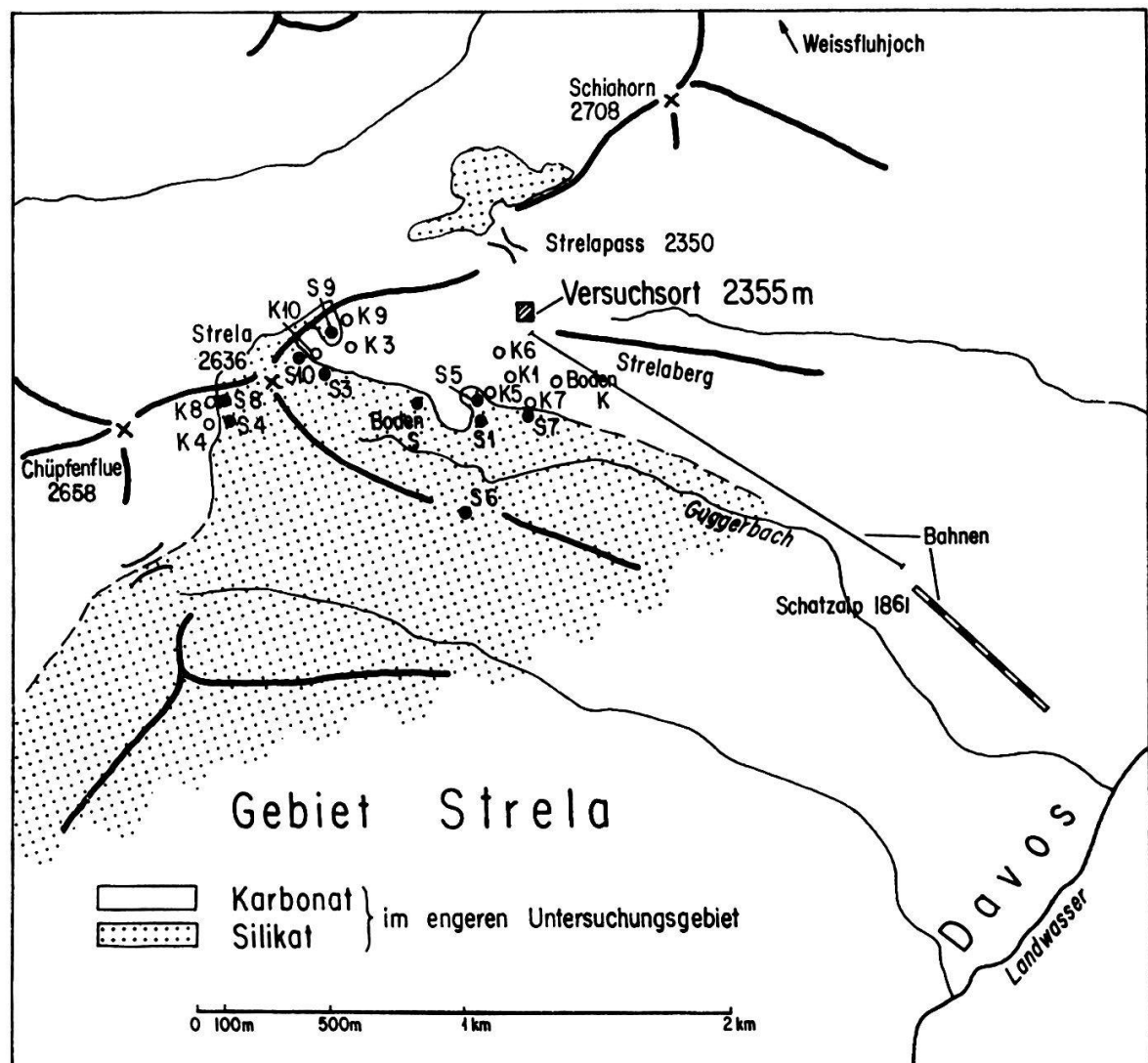
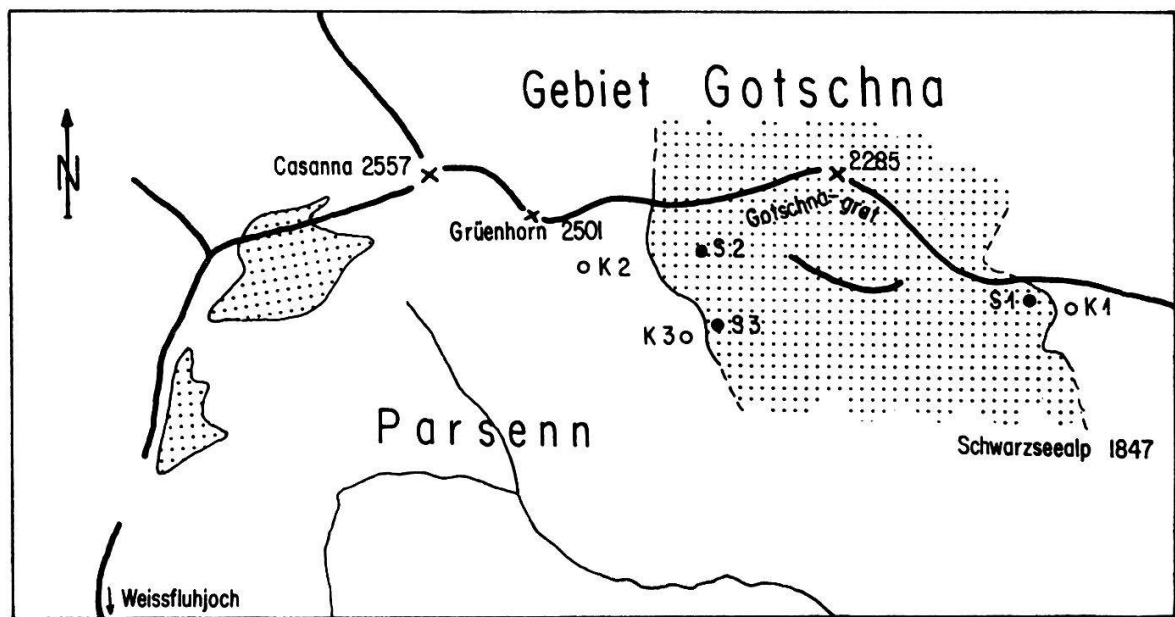


Abb. 1 Übersicht über die Untersuchungsgebiete

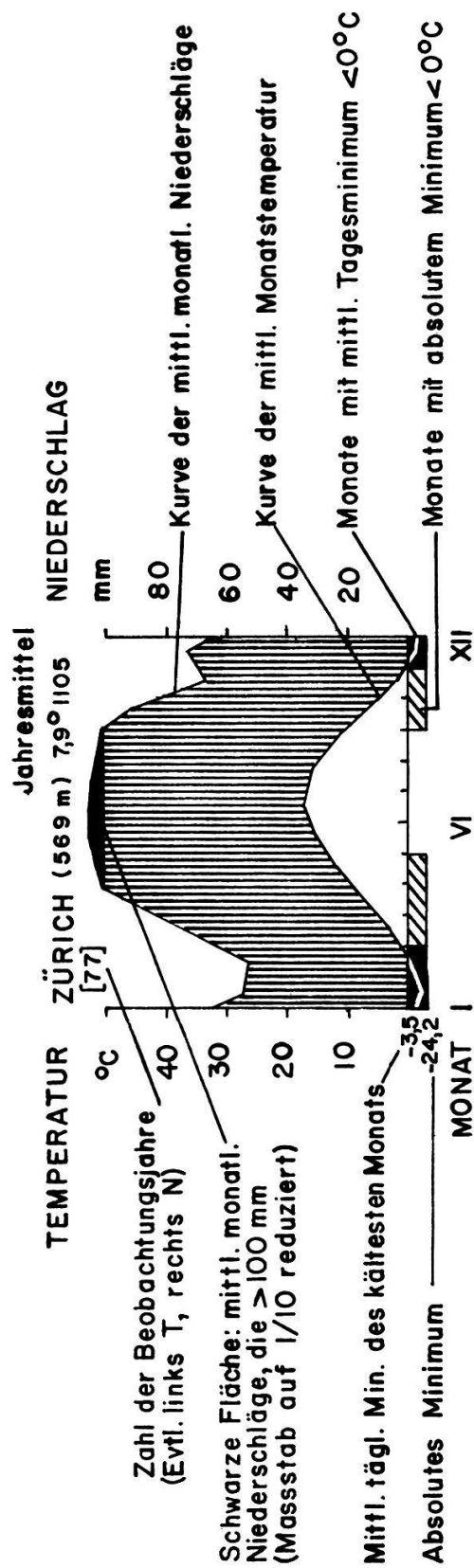
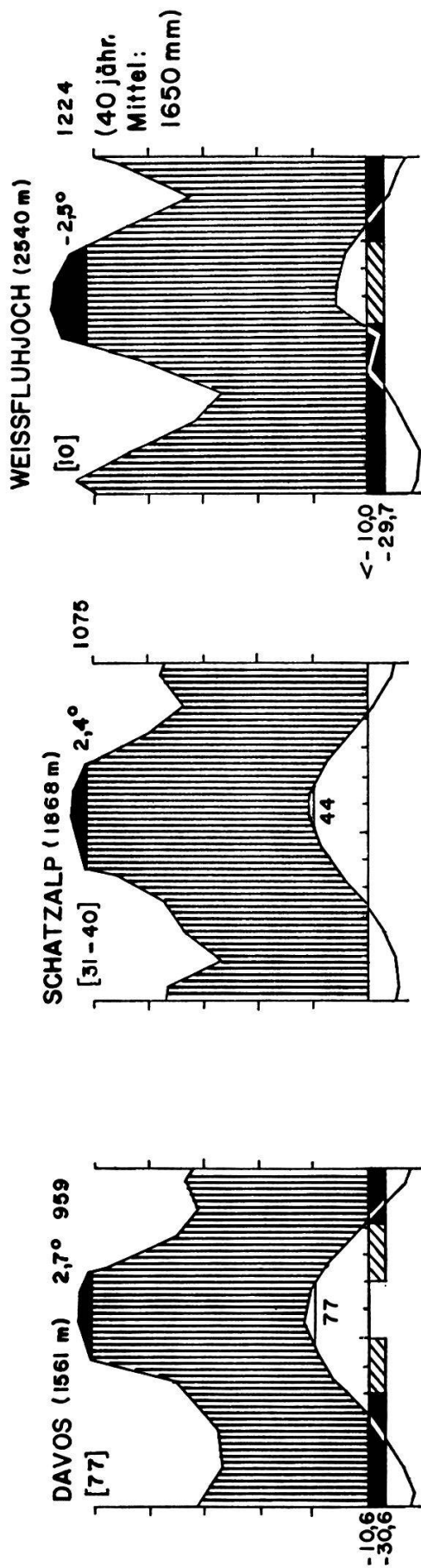


Abb. 2 Klimadiagramme nach WALTER von Davos, Schatzalp und Zürich (aus WALTER und LIETH 1960/67) und vom Weißfluhjoch (gezeichnet nach Angaben in ZINGG 1961)

lichen Witterungsberichten der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt) ergibt folgendes:

- 1968 Sommer (VI.–VIII.): An beiden Versuchsorten kühler und vor allem in Zürich auch trockener als im langjährigen Mittel
Herbst (IX.–XI.): Wärmer als im Mittel, in Zürich nasser, auf dem Weißfluhjoch trockener als im Mittel
- 1968/69 Winter (XII.–II.): An beiden Orten kälter und nasser
- 1969 Frühling (III.–V.): Relativ warm und trocken
Sommer: In Zürich relativ kühl und feucht; auf dem Weißfluhjoch relativ kühl und trocken
Herbst: An beiden Orten wesentlich wärmer und niederschlagsärmer als im Mittel
- 1969/70 Winter: An beiden Orten kälter und viel niederschlagsreicher als im Mittel
- 1970 Frühling: An beiden Orten niederschlagsreicher und wesentlich kälter als im Mittel.
In der Davoser Gegend schmolz der Schnee 2–3 Wochen später als im Mittel
Sommer: An beiden Orten wärmer und niederschlagsreicher als im Mittel
Herbst: An beiden Orten wärmer, in Zürich trockener, auf dem Weißfluhjoch nasser als im Mittel

3. Geologie und Vergletscherung

Die geologische Karte von Mittelbünden (CADISCH et al. 1929) liefert ein buntes Bild von der geologischen Vielgestaltigkeit der Umgebung von Davos. Das Hauptuntersuchungsgebiet, Strela–Schiahorn, liegt am Kontakt des (alt-)Kristallin (Paraschiefer) der Silvretta-Decke mit dem triassischen Hauptdolomit (Dolomit, verschiedene Kalke) der Aroser Dolomiten-Decke. Das Gebiet Grünhorn–Gotschna liegt im Bereich der Aroser Schuppenzone und der Tschirpen-Decke. Die sauren Gesteine dieses Gebietes sind vor allem Gneise und kretazischer Radiolarit, die basischen Gesteine triassische Dolomite und verschiedene Kalke aus der Jura-Zeit.

Die chemische Zusammensetzung der Gesteine ändert oft von Meter zu Meter. Angaben hierüber sind in Abbildung 24 enthalten.

Gemäß der Karte der diluvialen Vergletscherung im schweizerischen Mittelschulatlas (IMHOF 1965) war das Untersuchungsgebiet während der Eiszeit vollständig vom Eis bedeckt. Moränen und Karnischen ehemaliger Gletscher sind im Gebiet sehr deutlich zu sehen.

II. Allgemeine und pflanzensoziologische Charakterisierung der Vegetation der untersuchten Standorte

1. Physiognomie und Bewirtschaftung

Schon von weitem unterscheiden sich die Silikatrassen stark von den Karbonatrasen (siehe Abb. 3, S. 101). Die Karbonatvegetation erscheint meist mit hellen Steinen übersät, von grauen oder braunen vegetationsfreien Stellen durchbrochen⁷ und ist selbst sehr uneinheitlich hellgrün, olivgrün und hellbraun gefleckt.

⁷ Von unten betrachtet, sieht man jedoch nur die vegetationsbedeckten Stirnflächen der Treppen, wodurch ein geschlossener Bewuchs vorgetäuscht wird.

Die Silikatvegetation dagegen überzieht als einheitliche Decke fast den ganzen Boden: gelbgrün im Juni, grün im Hochsommer – bei Trockenheit blaßgrün – und von hellem Braungrün im Herbst. Tritt man näher, so stellt man als erstes fest, daß der Karbonatboden stark treppig ist. Die Silikatvegetation wird hingegen nur selten von Treppen durchbrochen. Die olivgrünen Farbtöne in der Karbonatvegetation sind die bis einen halben Quadratmeter bedeckenden Zwergsträucher von *Erica carnea* oder die niederen Spaliere von *Dryas octopetala*, die hellgrünen oder hellbraunen Farbtöne sind die übrigen Pflanzen, vor allem grasartige. Die Verteilung von Pflanzendecke und vegetationsfreien Flächen auf den Treppen ist ganz «gesetzmäßig»: «Im treppenartig gegliederten Hang nehmen die Pflanzen immer den steilstehenden Teil der Stufe (= Stirnfläche) ein, während der flache Treppenabsatz (= Trittfläche) eigenartigerweise fast unbesiedelt bleibt» (ZUBER 1968). Oft bildet die Vegetation dieser Treppen girlandenartige Stränge, die, einer oberhalb des anderen, ganze Hänge überziehen: Girlandenrasen (vgl. ZUBER 1968). Ganz anders ist die Physiognomie der Silikatvegetation. Die einzelnen Individuen bedecken meist nicht mehr als 50–100 cm², und es treten nie Ballungen einer einzelnen Art auf wie im andern Vegetationstyp. Auch in der Höhe der Vegetation unterscheiden sich die beiden Substrate. Die Silikatvegetation ist durchschnittlich 5–10 cm hoch; nur *Nardus stricta*, deren Blätter und Sprosse vom Vieh nur in jungem Zustand gefressen werden, und einzelne Blütenstände, z. B. von *Sieversia montana*, erreichen 15 cm. Auf Karbonat hingegen werden z. B. *Erica carnea*, *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* recht hoch (durchschnittlich 5–15 cm) und üppig, nicht zuletzt weil auch sie nicht oder nur wenig vom Vieh gefressen werden.

Nach BRAUN-BLANQUET (1969) unterscheiden sich die beiden Pflanzengesellschaften in den aus den Artenlisten errechneten Lebensformspektren kaum. Betrachtet man jedoch die tatsächliche Bedeutung der einzelnen Lebensformen am Aufbau der Pflanzendecke, so ergibt sich, daß in der Karbonatvegetation vor allem Spalier- und Zwergsträucher, in der Silikatvegetation hingegen Rosettenpflanzen dominieren.

Wie sich bei der Entnahme von Bodenproben immer wieder zeigte, durchwurzeln die Karbonatpflanzen auch die «vegetationsfreien» Stellen, so daß die relativ wenigen Individuen ein großes Einzugsgebiet für Wasser und Nährstoff besitzen.

Den großen Unterschied zwischen den beiden Vegetationen in der Masse der oberirdischen, lebenden, aber nicht verholzten Pflanzenteile zeigen die folgenden Messungen vom September 1969:

Vegetation auf	Probefläche	Deckungsgrad	TrG. der oberirdischen, nicht verholzten Pflanzenmasse
Silikat	Strela S 1	95 (80–95) %	83 (45–110) g/m ² \triangleq 0,8 t/ha
Karbonat	Strela K 1	60 (50–80) %	186 (172–200) g/m ² \triangleq 1,9 t/ha

LÜDI (1936, S. 640) gibt die Nettoproduktion einer der unseren ähnlichen Silikatvegetation, dem *Sieversii-Nardetum*, mit 50 g/m² an, diejenige eines *Seslerieto-Semperviretum* mit 200 g/m².

Beide Vegetationen werden von Juli bis September von Jungvieh und Schafen extensiv beweidet, sind aber ausgesprochen schlechte Weiden. In der Silikatvegetation hat es wenigstens einige gute Futterpflanzen, wie *Trifolium alpinum* und *Plantago alpina*, weswegen dieser Typ intensiver beweidet wird als der andere.

2. Vegetationstabelle sowie Substrattreue der Arten

Die Vegetationstabelle (Tab. 6 und 6a) dient in der vorliegenden Arbeit dazu, die Pflanzenbestände floristisch zu charakterisieren und sie in schon beschriebene pflanzensoziologische Einheiten einzuordnen sowie als Grundlage für die ökologischen Untersuchungen. Eine eingehende pflanzensoziologische Analyse ist mit so wenigen Aufnahmen nicht möglich. Die Moosschicht, die nie einen Deckungsgrad von mehr als 5% erreicht, wurde nicht genau untersucht. Auch war es nicht möglich, einige der Flächen mehr als einmal zu untersuchen, weswegen sich bei einer erneuten Bearbeitung einige geringfügige Ergänzungen ergeben dürften.

Die Vegetationstabelle enthält nur diejenigen Arten, die in mindestens drei Aufnahmen auftraten, also eine Stetigkeit von mehr als 11% haben. Die Aufnahmen sind im wesentlichen so angeordnet, daß bei der Silikatvegetation die Anzahl *Nardetum*-treuer Arten pro Aufnahme in der Tabelle von links nach rechts abnimmt, während die Anzahl *Seslerietum*-treuer Arten von links nach rechts zunimmt. Als treu werden jene Arten bezeichnet, die nur in einer der Pflanzengesellschaften vorkommen oder deren Stetigkeit in einer der Gesellschaften mehr als 3mal so groß ist wie in der anderen.

Die Tabelle zeigt, daß zwischen den alpinen Rasen auf Silikat- und denen auf Karbonatboden ein ausgeprägter floristischer Unterschied besteht. Hochstete, für das Silikat charakteristische Arten sind z.B. *Nardus stricta*, *Leontodon helveticus*, *Sieversia montana*, *Potentilla aurea* und *Gentiana kochiana*, solche des Karbonats sind *Sesleria coerulea*, *Festuca pumila*, *Helianthemum alpestre* und *Gentiana clusii*. Es gibt aber auch eine bemerkenswert große Anzahl Arten, die in beiden Pflanzengesellschaften häufig vorkommen. Dazu gehören *Carex sempervirens*, *Ranunculus montanus* s.l., *Homogyne alpina*, *Poa alpina*, *Ligusticum mutellina* und *Galium anisophyllum*. Bei einigen dieser Arten gibt es morphologisch unterscheidbare edaphische Ökotypen, so z.B. bei *Ranunculus montanus* s.l., dessen Silikatsippe *R. grenierianus* und dessen Karbonatsippe *R. montanus* s.str. ist. Auch bei vielen anderen, vor allem den hochsteten substratindifferenten Arten, wie *Carex sempervirens*, *Poa alpina*, *Galium anisophyllum*, *Polygala alpestris*, *Campanula scheuchzeri*, *Lotus alpinus* und *Myosotis alpestris*, dürften edaphische Ökotypen vorliegen. Ihre Bearbeitung kann interessante Aufschlüsse über Artbildungsprobleme liefern. Untersuchungen über *Carex*

Tabelle 6a Koordinaten der untersuchten Flächen

S I L I K A T				K A R B O N A T			
Nr. der Probefläche	Nr. in Tabelle	Flurname	Koordinaten	Nr. der Probefläche	Nr. in Tabelle	Flurname	Koordinaten
Str. S0	4	Steintälli	779,540/186,890	Str. K0	23	Strelaberg	780,080/186,900
S1	1	Guggertälli	779,750/186,730	K1	25	Strelaberg	779,880/186,900
S3	11	am Strela	779,175/186,890	K3	16	am Strela	779,285/186,990
S4	13	Vorder-Letschüel	778,810/186,730	K4	26	Vorder-Letschüel	778,760/186,710
S5	7	Strelaberg	779,750/186,800	K5	24	Strelaberg	779,780/186,820
S6	6	oberhalb Schönboden	779,710/186,370	K6	22	Strelaberg	779,820/186,990
S7	3	Guggertälli	779,950/186,730	K7	21	Guggertälli	779,960/186,760
S8	9	Vorder-Letschüel	778,780/186,760	K8	19	Vorder-Letschüel	778,780/186,750
S9	10	Strelagrat	779,200/187,050	K9	20	Strelagrat	779,270/187,100
S10	12	Strelagrat	779,080/186,960	K10	14	Strelagrat	779,160/186,970
Got. S1	2	oberhalb Schwarzseealp	784,370/192,110	Got. K1	18	oberhalb Schwarzseealp	784,510/192,080
S2	5	Gotschnagrat	783,190/192,300	K2	17	Abhang des Grünhorns	782,725/192,240
S3	8	Parsenn	783,220/192,040	K3	15	Parsenn	783,100/191,980

Alle Flächen liegen auf dem Gebiet der Gemeinde Davos.

sempervirens und *Lotus alpinus* sind am Geobotanischen Institut ETH im Gange. Von den 69 häufigen Arten höherer Pflanzen der untersuchten Silikatvegetation kommen 30, also 43%, auch in der Karbonatvegetation vor. Diese enthält insgesamt 66 Arten; der Anteil gesellschaftsvager Arten beträgt hier also 45%. Berücksichtigt man die Differenzierung einiger Arten in edaphische Ökotypen und die wenig steten Arten am Tabellenfuß, so wird der Anteil gesellschaftsvager Arten wesentlich kleiner. Ihre Bedeutung am Aufbau der Vegetation ist im übrigen relativ gering, mit Ausnahme von *Carex sempervirens* und *Poa alpina*.

Um den Überblick, den die Vegetationstabelle über das ökologische Verhalten der Arten vermittelt, zu vervollständigen, sind am linken Rand der Tabelle Angaben über die Substrattreue der Arten außerhalb der untersuchten Pflanzenbestände zusammengestellt. Von den Angaben aus der Flora von Graubünden (BRAUN-BLANQUET und RÜBEL 1932–1936) und aus der Flora des Schweizerischen Nationalparks (ZOLLER et al. 1964) sind dabei nur diejenigen berücksichtigt worden, die ausdrücklich besagen, daß die betreffende Art nur auf einem der Substrate vorkommt bzw., daß eine als substrattreu angesehene Art außerhalb unseres Untersuchungsgebietes auch auf dem anderen Substrat gedeiht. Die eigenen Untersuchungen zu diesem Thema sind in den Kapiteln F.I–III beschrieben. Die Zusammenstellung am linken Rand der Vegetationstabelle zeigt nun folgendes: Von den 39 als *Nardetum*-treu bezeichneten Arten höherer Pflanzen sind 23 nie auf Karbonatboden gefunden worden; nur drei monotypische Arten, *Vaccinium vitis-idaea*, *Primula integrifolia* und *Selaginella selaginoides*, gedeihen auch auf Karbonatboden. *Hieracium pilosella*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* und *Trifolium nivale* sind polymorph; bei ihnen kommen auf den beiden Substraten wohl verschiedene edaphische Ökotypen vor. Wie anders ist das Ergebnis bei den 36 als *Seslerietum*-treu bezeichneten Arten! Von ihnen wurden 22 auch auf karbonatfreiem, saurem Boden gefunden. Nur 7 Arten können als wirklich karbonattreu gelten: *Gentiana clusii*, *Helianthemum alpestre*, *Leontodon incanus*, *Primula auricula*, *Saxifraga caesia*, *Sedum atratum* und *Kernera saxatilis*.

Die Mehrzahl der *Seslerietum*-treuen Arten kann also auch auf karbonatfreiem Substrat wachsen, während die meisten *Nardetum*-treuen Arten offenbar nicht auf Karbonatboden gedeihen können. Die ökologische Interpretation dieses bemerkenswerten Ergebnisses soll nicht hier, sondern erst im ökologischen Gesamtüberblick am Ende der vorliegenden Arbeit geschehen.

Die Gesamtartenzahlen zeigen, daß die untersuchte Silikatvegetation etwa 5% mehr Arten enthält als die Karbonatvegetation, was mit den Angaben von BRAUN-BLANQUET (1969) über ähnliche Vegetationen Graubündens übereinstimmt. Dieser Autor hat ein viel größeres Gebiet untersucht, weswegen seine Vegetationseinheiten allgemein artenreicher sind. Gemäß der Vegetationstabelle beträgt die durchschnittliche Artenzahl pro Aufnahme bei der Silikatvegetation 41 (30–50), bei der Karbonatvegetation 33 (23–46). Auch dies stimmt mit den Ergebnissen von BRAUN-BLANQUET überein.

3. Synsystematik des *Nardetum* und des *Seslerietum*

In der vorliegenden Arbeit wurde die untersuchte Silikatvegetation der Einfachheit halber und weil in ihr *Nardus stricta* fast immer dominiert, als *Nardetum* bezeichnet, die Karbonatvegetation, weil in ihr fast immer *Sesleria coerulea* dominiert, als *Seslerietum*. Im folgenden soll abgeklärt werden, zu welchen pflanzensoziologischen Einheiten die untersuchten Bestände gehören.

Die Gliederung der Vegetationstabelle und ökologische Untersuchungen ergaben, daß bei der Silikatvegetation zwei Typen unterschieden werden können, zwischen denen aber viele Übergänge vorhanden sind. Der eine steht dem *Nardetum alpigenum* BR.-BL. 1949, Subass. *caricetosum sempervirentis* (horstseggenreiche Borstgrasweide), wie es in BRAUN-BLANQUET (1969) beschrieben ist, nahe. Diese Pflanzengesellschaft kommt, nach BRAUN-BLANQUET, von Natur aus wohl nur an stark vom Wild beweideten Stellen im unteren Abschnitt der alpinen Stufe vor. Sie hat aber, infolge Überbeweidung mit Vieh, auf Kosten von üppigeren, weniger *Nardus*-reichen Beständen als Dauergesellschaft eine starke Ausweitung ihres Areals erfahren. Der zweite Typ kann als *Festucetum halleri* BR.-BL. 1926 (HALLERS Schwingelrasen) bezeichnet werden. Er unterscheidet sich vom ersten Typ floristisch durch die Dominanz von *Festuca halleri*, die größere Stetigkeit von *Sedum alpestre* und einiger weiterer Arten und die viel geringere Stetigkeit von *Plantago alpina*, *Vaccinium uliginosum* und *Trifolium alpinum*, ökologisch dadurch, daß er höher oben und an steileren Hängen vorkommt. Diese Pflanzengesellschaft ist als natürlich zu betrachten.

Beide Pflanzengesellschaften des Silikatbodens gehören im System von BRAUN-BLANQUET in die Klasse der *Caricetea curvulae*, also zu den arktisch-alpinen Urwiesen saurer Böden, das *Nardetum* in den Verband des *Eu-Nardion*, das *Festucetum halleri* in den des *Caricion curvulae*.

Auch die untersuchte Karbonatvegetation kann in zwei Typen gegliedert werden. Der erste ist ein *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*Seslerio-Semperviretum* BR.-BL. 1926, Blaugras-Horstseggenhalde), das mehrere Arten, die im *Caricetum firmae* (KERNER) BR.-BL. 1926 (Polsterseggen-Pionierrasen) ihren Verbreitungsschwerpunkt haben, enthält. Dies ist leicht zu verstehen, denn in den steilen Hängen des *Seslerio-Caricetum sempervirentis* gibt es viele Stellen mit Rohboden, auf denen dann ein fragmentarisches *Caricetum firmae* wächst. Arten dieser Assoziation sind: *Carex firma*, *Saxifraga caesia* und *Primula auricula*. Der zweite Typ von Karbonatvegetation unterscheidet sich gerade durch das Fehlen dieser Arten vom ersten. Er ist ein *Seslerio-Caricetum sempervirentis*, das deutliche Übergänge zum *Caricetum ferrugineae* (STEBLER und SCHRÖTER) LÜDI 1921 (Rostseggenrasen) aufweist. Vom ersten Typ unterscheidet sich diese Pflanzengesellschaft floristisch auch noch durch das Vorkommen von *Carex ferruginea*, *Chrysanthemum montanum* und *Helianthemum grandiflorum*, ökologisch durch die längere Schneebedeckung, den feinerdereichereren Boden und den daraus resultierenden üppigeren Graswuchs. Beide Typen sind als natürlich zu betrachten.

Das *Seslerio-Caricetum sempervirentis* gehört im System von BRAUN-BLANQUET in die Klasse der *Elyno-Seslerietea*, also zu den arktisch alpinen Kalksteinrasen (Urwiesen), und in den Verband des *Seslerion*.

Für weitere Einzelheiten über die untersuchten Pflanzengesellschaften sei zum Beispiel auf BRAUN-BLANQUET 1948/1950 und 1969, ELLENBERG 1963, OBERDORFER 1957 und OBERDORFER et al. 1967 verwiesen.

III. Bodenprofile und Bodenbildung

1. Boden unter dem *Nardetum*

Die Bestände der als *Nardetum* bezeichneten Pflanzengesellschaft stocken auf einer alpinen Rasenbraunerde oder ähnlichen Böden (siehe Abb. 4). Der A₁-Horizont ist meist feinerdereich, locker, normal durchlässig, intensiv durchwurzelt und recht humos (vgl. E. IV. 9). Die Farbe (MUNSELL) der bodenfeuchten Feinerde ist 7,5 YR-3/2 oder 10 YR-3/2. Darunter hat es meist einen wenig ausgeprägten A₂- und einen Bsesq-Horizont, die 20–40 Vol.-% zum Teil stark verwittertes Skelett enthalten. Oft sind diese beiden Horizonte nicht vom A₁ zu unterscheiden. Schon in 30–50 cm folgen dann sehr skelettreiche, übermäßig durchlässige Schichten, die zum Muttergestein, verschiedene Paragneise und Schiefer (bei Got. S2 Radiolarit), überleiten.

Im Gegensatz zum *Seslerietum* ist die Bodenoberfläche des *Nardetum* nur selten und dann nur schwach treppig, und es hat kaum vegetationsfreie Stellen. Nur bei Überweidung entstehen sogenannte Weidetreppen.

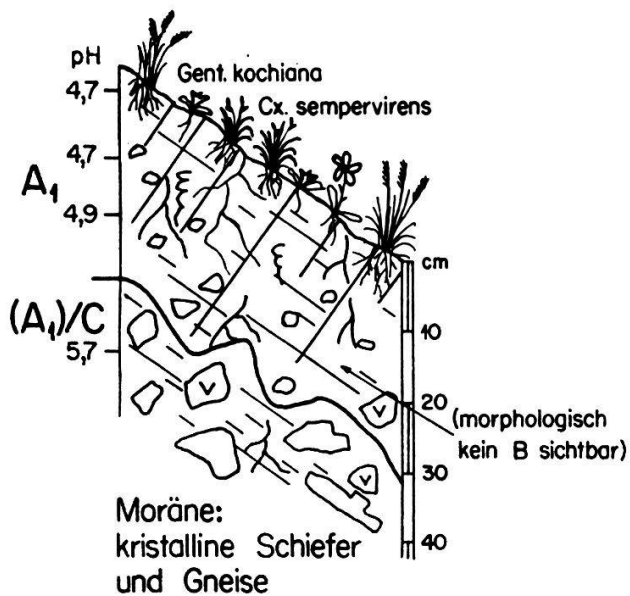
In der relativ starken Beweidung liegt auch die Ursache dafür, daß keine Podsolierung eintritt, die Beweidung verhindert einerseits die Ansammlung großer Mengen organischen Materials, andererseits wird durch die größere Licht- und Wärmewirkung auch der Abbau der Humusbildner beschleunigt. Außerdem werden durch die erhöhte biologische Aktivität die Horizonte miteinander vermischt (BACH in «Durch den Schweizerischen Nationalpark», 1966, S. 48 und 51).

2. Boden unter dem *Seslerietum*

Der Boden unter den treppigen Beständen der als *Seslerietum* bezeichneten Pflanzengesellschaft ist Kalkstein- oder Dolomit-Rohboden bis -Rendzina (siehe Abb. 4). In allen untersuchten Flächen steht das Muttergestein an, oder große Blöcke sind an der Oberfläche. Dieser Boden kann gegliedert werden in den Boden unter den \pm vegetationsfreien Trittflächen und in den Boden unter den Stirnflächen und «Kanten» der Stufen. Zwischen diesen Typen bestehen natürlich alle Übergänge. Die oberste Bodenschicht der Trittflächen besteht aus kiesigsandigem, stellenweise auch aus angeschwemmtem, dichtem, sandigtonigem, humusfreiem Material. Darunter folgt ein skelettreicher, übermäßig durchlässiger A/C-Horizont, der von der Vegetation der Stirnflächen durchwurzelt

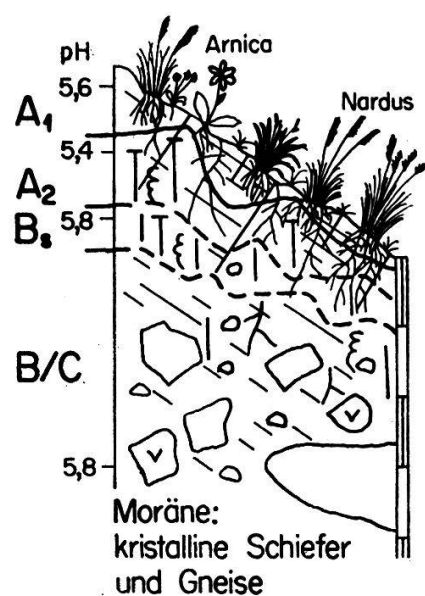
"Nardetum"

Strela Silikat 1



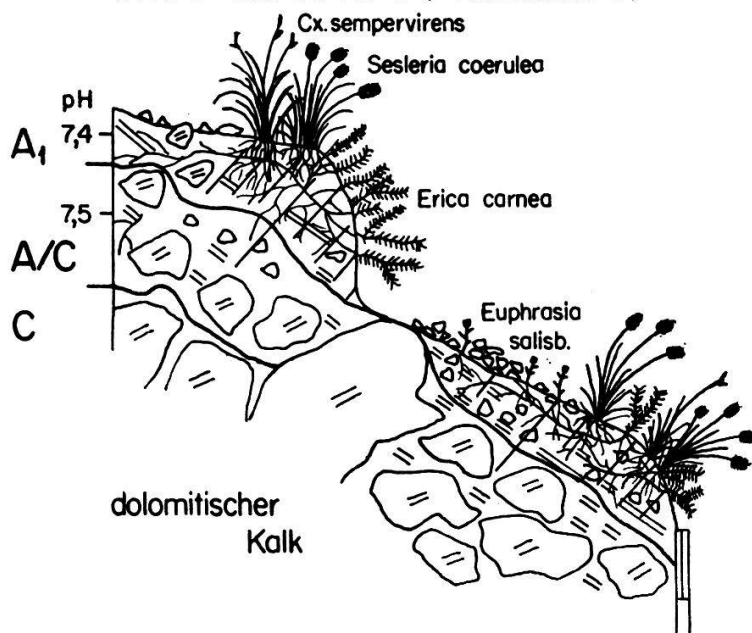
"Nardetum"

Strela Silikat 5



"Seslerietum"

Strela Karbonat 1 (≈Karbonat 5)



Symbole:

- scharfe Horizontgrenze
- - - diffuse, Horizontgrenze
- ○ ○ Skelett
- - - Sand
- - - Staub
- - - Ton
- ○ ○ Skelett
- - - Sand
- - - Staub
- ○ ○ Skelett, verwittert
- /// Humus, Mull viel
- /// Humus, Mull wenig
- ⊥ ⊥ Freilegung von Sesquioxiden
- | | | Anreicherung von Sesquioxiden
- ^ ^ Wurzeln
- ε ε Würmer od. W'röhren

Abb. 4 Typische Bodenprofile von einander standörtlich entsprechenden Flächen auf Silikat und auf Karbonat an Südhängen in der alpinen Stufe bei Davos

wird und wenig Humus enthält. Die oberste Bodenschicht unter den Stirnflächen und «Kanten» der Stufen ist ein humoser, zum Teil sogar sehr humoser, sandig-staubiger A₁-Horizont. Es sammelt sich viel Humus an, weil die Vegetation recht üppig ist und der Abbau vor allem der harten *Erica*-Nadeln gehemmt ist. Die Farbe (MUNSELL) bodenfeuchter Mischproben ist 5 YR-2-3/2; 10 YR-2/2 oder 10 YR-3/1-3. Unter dem bis 30 cm mächtigen A₁-Horizont kommt auch hier ein skelettreicher, übermäßig durchlässiger A/C-Horizont, in dem zum Teil die Ausscheidung von Kalkflaum festgestellt wurde. Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Boden unter dem *Seslerietum* sehr inhomogen und anisotrop ist.

Es muß betont werden, daß die Böden des *Nardetum* und des *Seslerietum* einander bodenkundlich nicht entsprechen: der eine ist mehr oder weniger «reif», während der andere dauernd ein Rohboden bleibt. Dieser Unterschied hängt natürlich vom Unterschied im Muttergestein ab (Lithosequenz), und wie es zu ihm kommt, wird im folgenden Kapitel besprochen.

3. Zur Bodenbildung auf Silikat und auf Karbonat

In der Verwitterung und Bodenbildung unterscheiden sich das untersuchte Silikat und das Karbonat grundlegend. Wegen seines Aufbaus aus vielen \pm gleich großen Körnern verschiedener Minerale, von denen einzelne, wie der Biotit, relativ leicht verwittern, wobei dann der Zusammenhalt des Gesteins zerfällt, entsteht aus Gneis und Schiefer bei der Verwitterung Grus bzw. Schluff. Und daraus wird relativ rasch ein homogener, skelettarmer Boden. Anders beim Karbonat; die massigen Dolomite und Kalke sind chemisch einheitlich. Bei ihrer Verwitterung, bei der auch Spaltenfrost eine bedeutende Rolle spielt, entstehen relativ viel Skelett und wenig Feinerde. Der Spaltenfrost wirkt sich beim Karbonat, vor allem beim Dolomit, deshalb stark aus, weil dieses Gestein von vielen groben und feinen Klüften durchsetzt ist.

Auch die weiteren Phasen der Bodenbildung und die Vegetationsentwicklung verlaufen an den untersuchten steilen Südhängen bei Silikat und Karbonat ganz verschieden. Das kiesigschluffige Silikatmaterial bietet für die Besiedlung durch die Pflanzen keine besonderen Schwierigkeiten und, mit der Zeit entsteht ein geschlossener Rasen auf Feinerdeboden. Der skelettreiche, sehr uneinheitliche Karbonatschutt wird durch Solifluktion im weitesten Sinne (FURRER 1964) entmischt. Nur die feinerdereicheren Stellen können von Pflanzen besiedelt werden. Durch den Stau herabgeschwemmter Feinerde durch die aufwachsenden Pflanzen und die immer noch wirksame Solifluktion wird der Schutt immer mehr aufgetrennt in Feinerde unmittelbar oberhalb der Pflanzen und zwischen den Pflanzen und Kies und Sand unterhalb. Gleichzeitig wird die Vegetation zu girlandenförmigen Wülsten zusammengepreßt. Mit der Zeit bilden sich durch dieses Zusammenwirken von abiotischen Faktoren mit solchen, die von Vegetation selbst abhängen, die bekannten Treppenrasen (FURRER 1964, ZUBER 1968). Die skelettreichen Trittflächen dieser Treppen bleiben für die Besiedlung so ungünstig, daß dort nur eine sehr lückige Vegetation von Spezialisten aufkommt. Ungünstig wirken sich vor allem auch die Wurzelkonkurrenz der

Pflanzen der Stirnflächen und die Bodenbewegungen aus. Die Frosthebung kann an Kammeistagen, also an Tagen, an denen Kammeis gebildet wird und wieder schmilzt, in Dolomitböden bis 11 mm betragen. Das Aufkommen von Jungpflanzen wird durch Bodenbewegungen erschwert oder meistens verunmöglicht: infolge Abschälung der Rinde, Zusammenquetschen der Wurzeln oder Überschüttung (vgl. ZUBER 1968). Die Überschüttungen können, wie Beobachtungen im Frühling 1970 zeigten, viele Zentimeter betragen.

Nur in wenig geneigter Lage entstehen Rendzinen mit \pm ebener Oberfläche. Diese Böden können oberflächlich vollständig entkarbonatet werden und dann versauern.

Es mag hier erwähnt werden, daß in Spezialsituationen auch auf Silikategestein Treppenrasen entstehen können: wenn das Gestein monomineralisch ist (Quarzit, Radiolarit), wenn die Hangneigung sehr groß ist oder wenn harte Gesteinsschichten sehr steil stehen (*Festucetum variae*).

E. Spezielle Charakterisierung der untersuchten Standorte auf Silikat und auf Karbonat

I. Standortkundliche Kriterien der Vergleichbarkeit der untersuchten Probeflächen

Da die spezielle Charakterisierung der Standorte sich im wesentlichen auf den Vergleich einander möglichst genau entsprechender Probeflächen auf Silikat und auf Karbonat stützt, seien hier als erstes die Kriterien beschrieben, nach denen auf die Vergleichbarkeit solcher Parallelfächen geachtet wurde:

- Entfernung voneinander weniger als 200 m Luftlinie (meist weniger als 100 m)
- gleiche oder ähnliche geomorphologische Lage, z. B. beide Flächen am Hangfuß oder beide auf Spornen usw.
- Unterschied in der Exposition weniger als 20° Azimut
- Unterschied in der Neigung weniger als 10° (\triangleq 18%)
- Höhenunterschied weniger als 50 m (meist weniger als 20 m)
- mehr oder weniger gleiche Bewirtschaftung. Diese ist in allen Flächen extensiv
- es wurde versucht, anhand der geomorphologischen Lage und der Geologie die Lage der Probeflächen bezüglich ehemaliger Gletscher festzustellen. Dies, um zu prüfen, ob an den einander entsprechenden Probeflächen vergleichbare Zeiten seit dem Beginn der Bodenbildung verstrichen waren.

Sind all diese Bedingungen erfüllt, so kann man annehmen, daß sich die einander entsprechenden Probeflächen nur im Boden und allem, was damit zusammenhängt, wesentlich unterscheiden.

Die Probeflächen lagen alle zwischen 2100 m (obere Grenze der subalpinen Stufe) und 2600 m und waren nach Südost bis Südwest geneigt. Nur bei dieser Exposition können überhaupt wesentliche Unterschiede im Mikroklima zwischen Silikat und Karbonat erwartet werden.

II. Mikroklima, insbesondere Bodentemperaturen

1. Mikroklimatischer Vergleich von einander entsprechenden Silikat- und Karbonatstandorten

In der Literatur, z. B. in BRAUN-BLANQUET 1964 (S. 349), wird immer wieder angedeutet, daß Karbonatboden allgemein wärmer sei als Silikatboden. Diese Hypothese wird dann oft zur Erklärung dafür herangezogen, daß gewisse Arten an der kühlen Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes nur noch auf dem wärmeren Karbonatboden vorkommen, wogegen sie im Süden auch auf Silikat gedeihen. BRAUN-BLANQUET gibt hierfür als wichtigste Beispiele *Fagus silvatica*, *Quercus pubescens* und *Bromus erectus* an. Könnte es nun nicht sein, daß ähnliche Phänomene auch die Erklärung für die Kalkstetigkeit einiger Arten in den Alpen gäben? In der alpinen Höhenstufe verläuft die ökologische Kältengrenze

vieler Arten. Wenn nun der Karbonatboden tatsächlich wärmer ist als der Silikatboden, dann könnten auf ihm gewisse Arten noch weiter oben gedeihen als auf Silikat. In einer bestimmten Höhenstufe wären die betreffenden Arten dann als «kalkstet» zu bezeichnen. Bei den vorliegenden Messungen geht es also nicht darum, das Mikroklima einiger alpiner Pflanzengesellschaften kennenzulernen; dieses wurde ja schon von LÜDI (1948), REHDER (1970) und anderen untersucht. Unser Ziel ist, zu prüfen, ob an genau vergleichbaren Stellen der Karbonatboden tatsächlich wärmer ist als der Silikatboden, und somit einige Anhaltspunkte für die obige Hypothese zu gewinnen.

An bedeckten Tagen ergaben sich, wie erwartet, keine wesentlichen Unterschiede.

An Strahlungstagen zeigte sich, daß an den vegetationsfreien Stellen der Karbonatboden tatsächlich wärmer ist als entsprechender Silikatboden; an vegetationsbedeckten Stellen war jedoch gerade das Gegenteil der Fall (Abb. 6). Bevor näher hierauf eingetreten wird, soll kurz die Abbildung 5 diskutiert werden. In ihr sind die Ergebnisse von Messungen zusammengestellt, mit denen geprüft wurde, ob die 200 m voneinander entfernten, ungefähr 35–38° nach Süden geneigten Parallelfächen «Strela Silikat 1» und «Strela Karbonat 1» einander auch wirklich gut entsprechen.

Die Temperatur in 2 m über dem Boden zeigte auf beiden Flächen denselben Verlauf. Im Windweg ergaben sich einige Unterschiede, die jedoch, da die Werte sehr gering sind, für das Mikroklima an den beiden Meßstellen bedeutungslos sind. Auch die Unterschiede in der kurzwelligen Einstrahlung sind nicht von großer Bedeutung. Die zeitliche Verschiebung der Kurven rührt davon her, daß die Probefläche auf Silikat nach SSE exponiert ist, die Sonnenstrahlen auf sie am Vormittag also früher steil einfallen als auf die Karbonatfläche, die nach S exponiert ist. In der Piche-Evaporation unterscheiden sich die beiden Probeflächen so gut wie gar nicht, was darauf hindeutet, daß der Unterschied im Windweg bedeutungslos ist. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sich die beiden Probeflächen in den von außen auf sie einwirkenden Klimafaktoren nicht wesentlich unterscheiden.

Die Strahlungsbilanz (Abb. 5) wurde in 5 cm über der Vegetation gemessen. Auch hier rührt die zeitliche Verschiebung der Kurven vom Expositionsunterschied der beiden Flächen her. Die Kurven unterscheiden sich aber auch dadurch, daß, bei gleicher Einstrahlung, die Strahlungsbilanz über Karbonatvegetation größer ist als über Silikatvegetation. Der Maximalwert über Silikat beträgt 84% des Maximalwertes über Karbonat. Der Grund hiefür liegt darin, daß die Karbonatpflanzen unter dem Strahlungsbilanzmesser, *Dryas* und *Sesleria*, dunkler waren als die entsprechenden Silikatpflanzen *Nardus*, *Carex sempervirens* und *Trifolium alpinum*. Die Karbonatvegetation reflektierte also weniger Licht, was eine größere Strahlungsbilanz ergab.

Im Tagesgang der Bodentemperaturen (Abb. 6) unterscheiden sich die beiden Substrate, wie gesagt, stark voneinander. Auch hier rührt die zeitliche Verschiebung der Kurven vom Expositionsunterschied der beiden Probeflächen her.

An Stellen ohne Vegetation sind bei starker Einstrahlung die Bodentemperaturen (immer Mittelwerte aus 3–6 Messungen) im Karbonatboden in 2 und in 5 cm Tiefe etwa 3–5 °C höher als im Silikatboden. In 10 cm bestehen keine Unterschiede mehr zwischen den beiden Substraten. Ganz extreme Verhältnisse

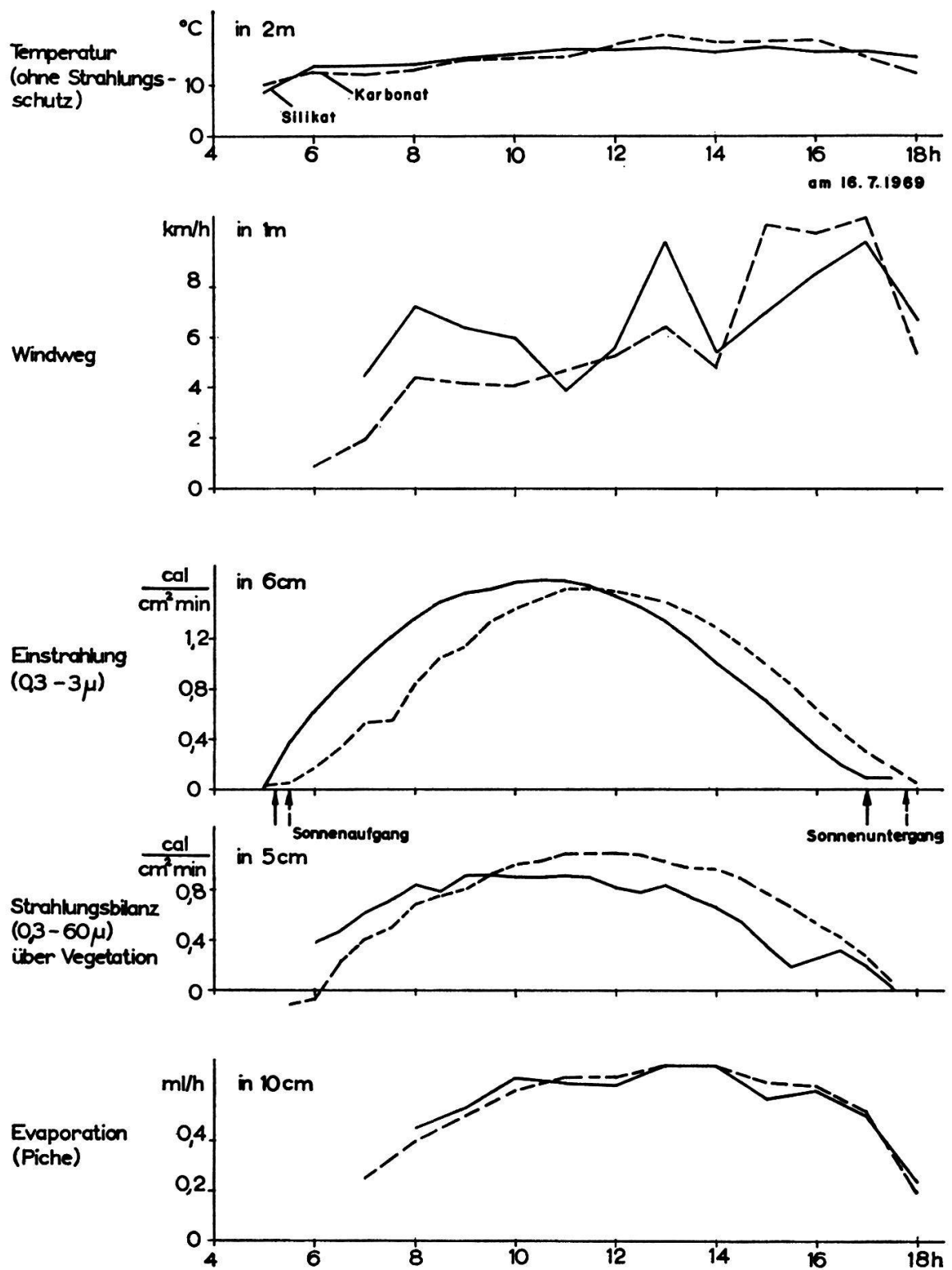


Abb. 5 Lokalklimatische Vergleichsmessungen an den einander entsprechenden Probeflächen «Strela Silikat 1» und «Karbonat 1» am 16. 7. 1969, einem Strahlungstag

Mit Vegetation

Ohne Vegetation

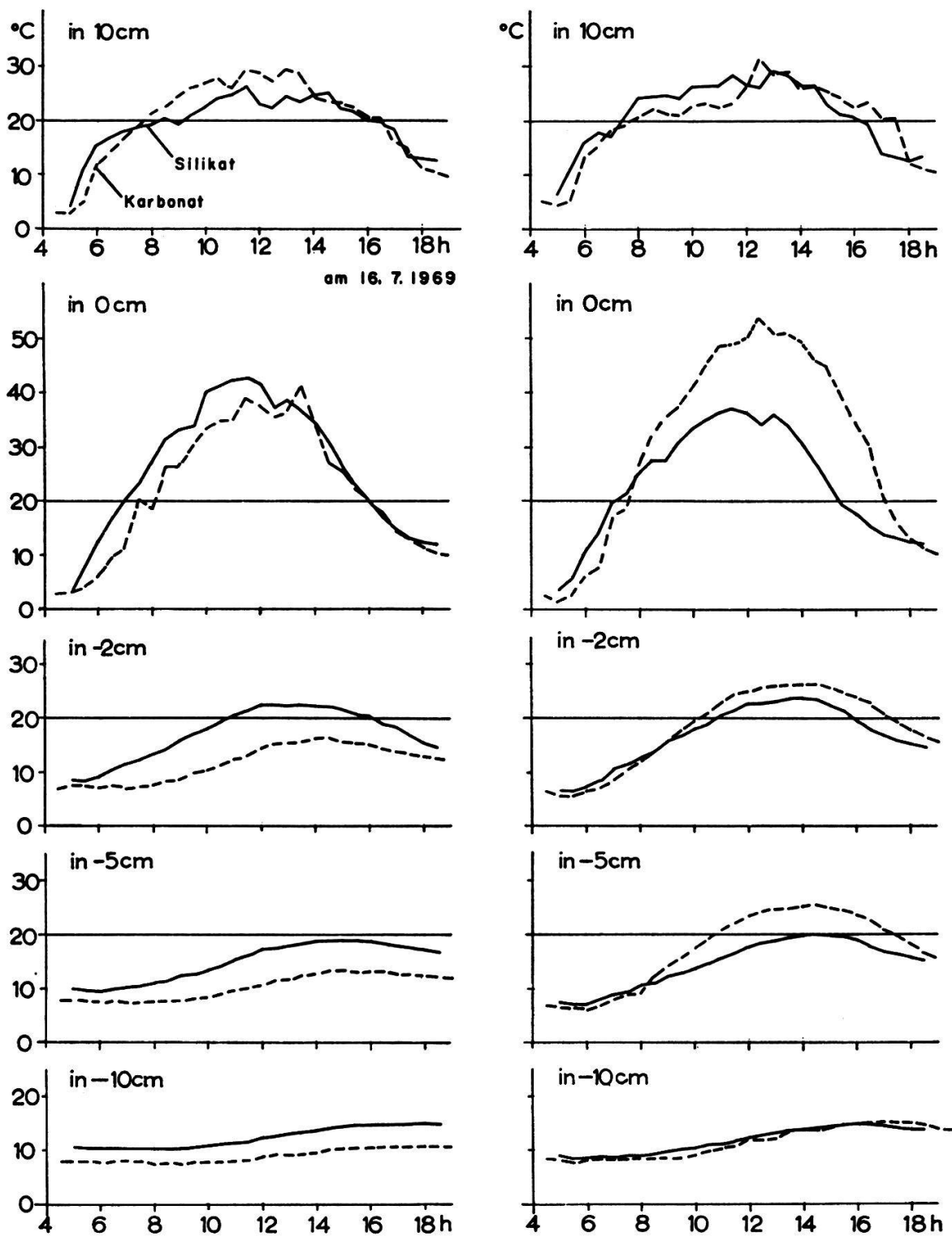


Abb. 6 Temperaturen in 10 cm, 0 cm (ohne Strahlungsschutz) und in verschiedenen Bodentiefen an den einander entsprechenden Probestellen «Strela Silikat 1» und «Karbonat 1» an vegetationsbedeckten und vegetationsfreien Stellen am 16.7.1969, einem Strahlungstag, der auf zwei niederschlagsfreie Tage folgte

liegen jedoch an der Bodenoberfläche vor, wo auf Karbonat ein Maximum von 54 °C gemessen wurde; auf Silikat stieg die Temperatur nur bis 38 °C. Die entsprechenden Werte unter Vegetationsbedeckung betragen 41 bzw. 43 °C. Dies deutet auf den zum Teil starken Einfluß der Pflanzendecke auf die Bodentemperaturen hin, der im folgenden beschrieben werden soll. Unter der dichten, dunklen, die Strahlung zurückhaltenden Karbonatvegetation sind in 0, 2, 5, ja sogar bis in 10 cm Bodentiefe die Bodentemperaturen bei starker Einstrahlung etwa 5 °C tiefer als unter der lockeren Silikatvegetation. Überhaupt ist der Einfluß der Silikatvegetation auf die Bodentemperaturen gering. Dies geht aus dem Vergleich der Bodentemperaturen an vegetationsfreien Stellen mit vegetationsbedeckten deutlich hervor. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Karbonatboden: hier spielt die Vegetationsbedeckung, wie Abbildung 6 zeigt, eine bedeutende Rolle. Noch in 2 und sogar in 5 cm Tiefe ist bei starker Einstrahlung die Temperatur unter vegetationsfreien Stellen etwa 10 °C höher als unter Vegetationsbedeckung.

Die in 10 cm über unbewachsenem Boden gemessenen Tagesgänge unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander. Die schlechte Übereinstimmung der Kurven liegt vor allem an der zeitlichen Verschiebung der Temperaturgänge infolge der verschiedenen Exposition der Flächen. Wesentlich dürften jedoch die Unterschiede zwischen den in 10 cm in der Vegetation gemessenen Tagesgänge sein. Wie schon aus der Strahlungsbilanz (siehe oben) hervorging, absorbiert die dunkle und dichte Karbonatvegetation mehr Wärme als die helle und lückige Silikatvegetation. Die Karbonatvegetation erwärmt sich also stärker und kann deshalb mehr Wärme an die umgebende Luft abgeben. Diese Luft wird außerdem wegen der größeren Dichte der Vegetation auch weniger stark vom Wind bewegt. Dies alles ergibt eine höhere Temperatur in der Karbonatvegetation.

Im Zusammenhang mit dem Einfluß der Vegetation auf die Bodentemperaturen seien noch kurz die Ergebnisse erwähnt, die ZUBER (1968) in Girlandenrasen auf Dolomit im Schweizerischen Nationalpark erhielt. In einer Relegationsperiode Ende Oktober 1965 konnte er in Strahlungsnächten sehr wesentliche Temperaturunterschiede zwischen dem unbewachsenen Girlandenrücken (Trittflächen der Treppen) und der bewachsenen Girlandenstirn messen. So sank die Temperatur an der unbewachsenen Stelle bei Nacht in 2 cm Tiefe schon 2 °C unter den Nullpunkt, wogegen sie in derselben Bodentiefe aber unter dem Schutz der Vegetation nur auf etwa +5 °C absank.

Auch in den Blumentöpfen auf dem Strelaberg wurden Temperatur- und Strahlungsmessungen durchgeführt. Ihre Ergebnisse stimmen mit denen in den Probeflächen gut überein, nur daß wegen des schiefen Einfallswinkels der Sonnenstrahlen auf die horizontale Bodenoberfläche in den Töpfen die Temperaturen allgemein weniger hoch waren.

Auf die Ursachen der Unterschiede in der Bodentemperatur zwischen Karbonat- und Silikatstandorten sowie auf die Bedeutung dieser Unterschiede für die Pflanzen wird am Ende des nächsten Kapitels eingegangen.

2. Exponentielle Temperaturmittel im Oberboden

Die ungefähr 300 Zuckerampullen für die Bestimmung der (physiologisch wirksamen) exponentiellen Temperaturmittel (PALLMANN et al. 1940) wurden im Oberboden einander entsprechender Probeflächen auf Silikat und auf Karbonat sowie in den Blumentöpfen auf dem Strelaberg und in Birmensdorf von Anfang Juli bis Anfang September 1969 exponiert. Dies war eine zum Teil recht niederschlagsreiche Zeit, weswegen die Böden allgemein feucht waren, was eine hohe spezifische Wärme, also geringe Temperaturextrema und niedrige Mittelwerte bedeutet (siehe Ende des Kapitels). Demgemäß waren zwischen Silikat- und Karbonatboden vor allem in tieferen Bodenschichten keine großen Temperaturunterschiede zu erwarten.

Die Tabelle 7 zeigt eindeutig die schon bei den Tagesgängen beobachtete Tatsache, daß an den vegetationsfreien Stellen der Karbonatboden im allgemeinen wärmer ist als der Silikatboden. Die Unterschiede bewegen sich an der Bodenoberfläche zwischen 0,4 und 3,8 °C. In 2 cm Bodentiefe ergaben sich Unterschiede von 0,8 bis 4,1 °C (Durchschnitt, ohne Messungen von Birmensdorf: 2,2 °C). Die in 2 cm Tiefe gemessenen Werte sind für die Charakterisierung der Standorte am besten geeignet, da die Ampullen hier nicht so sehr wie an der Oberfläche zufällig verschieden beschattet, verschüttet oder bloßgelegt wurden, aber doch größere Unterschiede zwischen den beiden Substraten zu erwarten sind als tiefer. Deshalb wurden die Meßwerte für diese Tiefe statistisch untersucht. Der *t*-Test ergab, daß die Unterschiede zwischen den beiden Substraten mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von ~ 5% von Null verschieden, also gesichert sind (*t* Tabelle, 5% = 3,18; *t* berechnet = 3,17).

Bei Vegetationsbedeckung sind die Silikatböden im allgemeinen wärmer als die Karbonatböden. Auch dies stimmt mit den Tagesgängen der Bodentemperatur gut überein. Die Unterschiede bewegen sich zwischen 1,1 und 7,0 °C an der Bodenoberfläche und zwischen 0,5 und 1,6 °C in 10 cm Tiefe. Für die in 2 cm Tiefe gemessenen Unterschiede, die im Durchschnitt 1,36 °C betragen, ergab ein *t*-Test, daß sie mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 5% von Null verschieden, also gesichert sind (*t* Tabelle 5% = 2,776; *t* berechnet = 3,12).

Vergleicht man die vegetationsbedeckten mit den vegetationsfreien Stellen, so sieht man, daß vor allem auf Karbonat die vegetationsfreien Stellen an der Bodenoberfläche viel wärmer sind als die bewachsenen. Hier treten 3,8–11 °C höhere exponentielle Temperaturmittel auf. Beim Silikat sind die entsprechenden Werte nur 0,6–4,3 °C höher. Die Ursachen für diesen unterschiedlichen Effekt der Pflanzendecke wurden bereits erwähnt.

Die in den Blumentöpfen auf dem Strelaberg gemessenen *eT*-Werte sind tiefer als die in Probeflächen auf entsprechender Meereshöhe, da die Bodenoberfläche in den Blumentöpfen nicht nach Süden exponiert, sondern waagrecht war und in ihnen der Boden allgemein feuchter war als am Standort.

Der Vergleich der verschiedenen Probeflächen auf demselben Substrat miteinander zeigt, wie die *eT*-Werte mit zunehmender Meereshöhe abnehmen. Bei

Tabelle 7 Exponentielle Temperaturmittel in verschiedenen Bodentiefen an einander entsprechenden Probeflächen auf Silikat (S) und auf Karbonat (K) bzw. in den Blumentöpfen. Exposition von Anfang Juli bis Anfang September 1969

Probeflächenpaar oder Versuchsort Meereshöhe Exposition/Neigung	Expo- sitions- dauer Tage	Exponentielle Temperaturmittel*							
		Hori- zont cm	unter Vegetation			Hori- zont cm	ohne Vegetation		
			Si- likat °C	Kar- bonat °C	Δ (K-S) °C		Si- likat °C	Kar- bonat °C	Δ (K-S) °C
Gotschna 1 2130 m S: 150°/30° K: 170°/35°	64	0	22,5	21,4	—1,1	0	23,1	25,2	+2,1
		—2	16,5	15,1	—1,4	—2	15,1	19,2	+4,1
		—5	14,5	13,8	—0,7	—5	14,0	16,5	+2,5
		—10	13,5	13,1	—0,4	—10	13,3	13,9	+0,6
		—20	13,1	12,2	—0,9	—20	12,5	12,6	+0,1
Gotschna 2 2290 m S: 160°/35° K: 140°/40°	64	0	18,8	13,9	—4,9	0	23,1	23,5	+0,4
		—2	14,8	13,2	—1,6	—2,5		16,6	
		—5	13,5	13,8 ?	+0,3	—5	16,2	14,6	—1,6
		—10	12,7	11,8	—0,9	—10	15,6	13,3	—2,3
Strela 1 2330 m S: 160°/35° K: 180°/38°	65	0	22,3	15,5	—6,8	0		26,5	
		—2,5	13,3	13,9	+0,6	—3,5		15,6	
		—5	12,8	12,4	—0,4	—5		15,1	
		—10	12,1	11,6	—0,5	—10		12,9	
Strela 3 2455 m S: 130°/38° K: 160°/35°	63	0	20,0	13,0	—7,0	0	19,1	22,9	+3,8
		—2	14,4	13,0	—1,4	—2	14,4	16,2	+1,8
		—5,5	13,6	12,3	—1,3	—5	13,7	13,8	+0,1
		—10	12,9	11,4	—1,5	—10	12,6	10,2	—2,4
Strela 4 2500 m S: 180°/33° K: 160°/35°	64	0	18,8	13,7	—5,1	0	18,0	18,4	+0,4
		—2,5	13,8	12,0	—1,8	—2,7	13,4	14,2	+0,8
		—5	13,0	11,4	—1,6	—5	12,8	12,8	0
		—10	12,5	10,9	—1,6	—10	10,9	11,6	+0,7
Versuchsort Strelaberg 2355 m	64					0	15,0	15,7	+0,7
						—2	12,4	14,5	+2,1
						—5	11,5	11,6	+0,1
						—10	11,2	10,9	—0,3
Versuchsort Birmensdorf 555 m	67					0	22,6	23,9	+1,3
						—2	22,4	22,9	+0,5
						—5	21,6	22,1	+0,5
						—10	21,0	21,1	+0,1
						—20	20,5	20,6	+0,1

* Bei den Horizonten 0 und 2 cm Durchschnittswerte aus 2–4, bei den übrigen Horizonten aus 1–2 Messungen

den in unbepflanzten Blumentöpfen auf dem Strelaberg und in Birmensdorf ausgelegten Ampullen zeigen sich bezüglich der Temperaturdifferenzen ähnliche Ergebnisse wie bei vegetationsfreien Stellen. Der große klimatische Unterschied zwischen den beiden Versuchsorten tritt sehr deutlich hervor. Alle exponentiellen Temperaturmittel sind in Birmensdorf 8–10 °C höher als auf dem 1800 m höher liegenden Strelaberg. Die durchschnittliche Abnahme der exponentiellen Temperaturmittel mit steigender Meereshöhe beträgt somit ungefähr 0,5 °C/100 m.

Tabelle 8 Wärmehaushaltsgrößen verschiedener Materialien und Böden (nach GEIGER 1961, SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL^Δ 1966, S. 221 und 256, und Handbook of Chemistry and Physics[▲] 1957)

Material bzw. Boden	Spezifische Wärme $\frac{\text{cal}}{\text{grad} \cdot \text{g}}$	Spezifische Wärme (pro Volumen) $\frac{\text{cal}}{\text{grad cm}^3}$	Wärmeleitfähigkeit $\frac{\text{cal}}{\text{grad cm sec}}$	Temperaturleitfähigkeit $\frac{\text{cm}^2}{\text{sec}}$
Wasser	1,0	1,0	$1,5 \cdot 10^{-3}$	$1,5 \cdot 10^{-3}$
Luft	0,24	0,0003	$5 \cdot 10^{-5}$	0,161
^Δ Bodenbestandteile				
mineralische	0,2	0,53	$1-6 \cdot 10^{-3}$	
organische	0,3–0,4	0,49		
Granit (^Δ Gneis)	0,2	0,52	$1,1 \cdot 10^{-2}$	0,021
[▲] Marmor (^Δ Kalk)	0,21	0,55		
Trockener Sand	0,3	0,42	$4 \cdot 10^{-4}$	0,0013
Nasser Sand	0,4	0,64	$4 \cdot 10^{-3}$	0,01

Im folgenden sei noch kurz auf die Ursachen der Temperaturunterschiede zwischen vegetationsfreiem Silikat- und Karbonatboden eingegangen. Diese liegen wohl weniger in den verschiedenen Wärmehaushaltsgrößen der beiden Muttergesteine (Tab. 8) als in der Verschiedenheit der Struktur der Böden, die aus diesen Muttergesteinen entstehen. Die Tabelle 9 gibt hierfür einige Anhaltspunkte. In ihr werden die an der Bodenoberfläche an einander sehr genau entsprechenden Meßstellen gemessenen Temperaturen zu den Wassergehalten und der scheinbaren Dichte in 0–4 cm Tiefe in Beziehung gebracht. Aus diesen Daten und den Konstanten der Tabelle 8 kann die durchschnittliche Wärmekapazität der Böden berechnet werden (vgl. SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1966). Es ergaben sich für die obersten 4 cm des Silikatbodens Werte zwischen 0,64 und 0,68, für den Karbonatboden solche zwischen 0,37 und 0,49 cal/grad cm³. Je größer die Wärmekapazität ist, desto geringer ist die Temperaturerhöhung, die eine bestimmte Wärmemenge (Einstrahlung) zur Folge hat. Diese Werte sowie die Tatsache, daß die Wärme- und die Temperaturleitfähigkeit mit abnehmendem Wassergehalt abnehmen⁸, erklären die hohen Ober-

⁸ Sehr nasse Böden haben infolge der großen spezifischen Wärme des Wassers wieder eine relativ geringe Wärme- und Temperaturleitfähigkeit.

flächentemperaturen des Karbonatbodens gut. Die Ursachen für den Unterschied im Wassergehalt werden in E. III beschrieben.




Unterschieden in der Bodenfarbe kommt, wie mehrere Meßreihen zeigten, nur eine geringe Bedeutung zu. Am 7.7.1970, 15 h 10, wurde bei einer Globalstrahlung ($0,3-3 \mu$) von $1,14 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$ in 80 cm über eben gelagertem, trockenem Silikatboden (der Kulturversuche) eine Reflexstrahlung von $0,19 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$ gemessen, über Karbonatboden eine solche von 0,22. In 13 cm über den Böden betrugen die betreffenden Werte 0,15 bzw. $0,19 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$. Somit hält der dunklere Karbonatboden von der kurzwelligen, also energiereicheren Strahlung nur etwa 3–4% mehr zurück als der Silikatboden.

Abschließend sei nun auf die mögliche Bedeutung der Temperaturunterschiede eingetreten. Es ist interessant, nochmals festzustellen, daß an den Karbonatstandorten, die ohne Vegetation ja wärmer sind als entsprechende Silikatstandorte, die Vegetation sich selbst ein im Durchschnitt kühleres Bodenmikroklima schafft. Ob aber die niedrigen exponentiellen Temperaturmittel unter Karbonatvegetation sich auf das Pflanzenwachstum ungünstig auswirken, kann nur experimentell ermittelt werden. Es könnte durchaus sein, daß die im vegetationsbedeckten Karbonatboden zweifellos weniger stark schwankenden Temperaturen sich auf das Pflanzenwachstum günstiger auswirken als die stärker schwankenden, durch höhere Maxima, also durch höhere exponentielle Temperaturmittel gekennzeichneten Temperaturverhältnisse im Silikatboden. Auch wurzeln die Pflanzen auf Karbonat ja auch intensiv unter den vegetationsfreien Stellen (vgl. auch ZUBER 1968), wobei sich die dort hohen Bodentemperaturen günstig auf das Wurzelwachstum und somit auf die Stoffaufnahme auswirken könnten.

Vergleicht man den zwischen Silikat und Karbonat in den unbepflanzten Blumentöpfen in 2 cm Tiefe gemessenen Unterschied im exponentiellen Temperaturmittel mit der durchschnittlichen Abnahme dieses Mittels mit steigender Meereshöhe, so ergibt sich, daß ein unbedeckter Karbonatboden etwa dasselbe exponentielle Temperaturmittel besitzt wie ein mehrere hundert Meter weiter unten liegender Silikatboden. Der Vergleich der Messungen in den einzelnen Probeflächen miteinander ergibt größenordnungsmäßig denselben Wert. So beträgt die in 2330 m auf Karbonat in 2 cm Tiefe gemessene Temperatur immer noch mehr als die in 2130 m, also 200 m tiefer gemessene entsprechende Bodentemperatur auf Silikat. Die große Bedeutung von Unterschieden in der Bodentemperatur für die Pflanzen in der alpinen Stufe geht zum Beispiel aus den Untersuchungen von MOONEY (1966) hervor.


MOONEY verglich einen dunklen Kalksandstein- mit einem fast weißen Dolomitrohboden in den White Mountains (3000–3600 m) in Kalifornien. Wegen der verschiedenen Bodenfarbe und wohl auch wegen Unterschieden im Bodenwassergehalt erwies sich der Kalksandsteinboden als beträchtlich wärmer als der Dolomitrohboden. Deshalb blühte und fruchtete die auf beiden Substraten vorkommende Art *Erigeron clokeyi* in 3300 m auf Kalksandstein 2–3 Wochen früher als auf Dolomit. MOONEY führt weiter aus, daß ein solches Zurückbleiben auf einem Substrat in Höhen mit kürzerer Vegetationsperiode kritisch werden und für das Fehlen der Art auf dem betreffenden Substrat verantwortlich sein könnte.

Tabelle 9 Temperaturen an der Bodenoberfläche sowie Wassergehalt, scheinbare Dichte und daraus berechnete Wärmekapazität des Bodens an kleinen, vegetationsfreien, einander entsprechenden Meßstellen ($\varnothing \sim 25$ cm) auf Silikat- und auf Karbonatboden am 5.8.1969

Beschreibung der Meßstellen		Farbe der Bodenoberfläche		cm ³ H ₂ O/100 cm ³ Boden aus 0-4 cm		Scheinbare Dichte ^Δ : $\rho_a \cdot \text{g/cm}^3$ Boden aus 0-4 cm		Wärmekapazität berechnet $\frac{\text{cal}}{\text{grad cm}^3}$		Meßtiefe [□]	Temperatur °C [▲] ohne Strahlungsschutz					
S = Silikat	K = Karbonat	S	K	S	K	S	K	S	K	S	K	S	K	S	K	K
Exposition 90°, humoser, Boden	Exposition 90°, humoser, ± luft-trockener Boden	dunkel-braun	schwarz	58	24	0,48	0,65	0,68	0,37		36,0	45,8	39,8	47,3	17,5	19,8
Exposition 130°, toniger und kies-haltiger Boden	Exposition 110°, Humus, Sand und Kies vermengt	braun	dunkel-grau	50	24	0,75	0,71	0,65	0,38		31,9	40,6	31,3	41,3	16,2	18,9
Exposition 120°, toniger und kies-haltiger, sehr feuchter Boden	Exposition 110°, sandig-kiesiger Boden, feucht	braun	grau	48	29	0,78	0,99	0,64	0,49		27,8	32,6	25,2	33,1	15,0	16,5
Einstrahlung (0,3-3 μ) cal/cm ² min											26,0	31,3	27,4	32,0	14,9	16,6
Beginn der Meßreihe (Dauer: 2 min)											1,485	Besonnt	1,353	Besonnt	0,290	Schatten
											11.27	11.30	12.48	12.45	16.17	16.20

Δ Mittel aus 2 Bestimmungen

▲ Mittel aus 3 Messungen

□  = Köpfchen des Thermistors halb in Boden

 = Köpfchen des Thermistors mit 1 mm Erde bedeckt (Strahlungsschutz)

Untersuchungsorte: Probeflächen Strela S7 und K7, also 30 m voneinander entfernte Hänge mit Exposition 120° und Neigung 35° in 2200 m. Wetter: Wechselnd bewölkt, am Morgen viel Tau. In der Nacht vom 3. zum 4.8. hatte es stark geregnet. 5 min Regen am 4.8. abends.

Bei der Berechnung der Wärmekapazität wurde die scheinbare Dichte des Bodens gleich dem Anteil mineralischer Bodenbestandteile gesetzt trotz des Humusgehaltes von ~17%.

Ähnliche Beobachtungen können im Untersuchungsgebiet bei Davos wohl nur unter ganz besonderen Umständen gemacht werden, wie zum Beispiel an standörtlich vollständig übereinstimmenden Flächen. Auf den Aufnahme­flächen «Strela Silikat 8» und «Karbonat 8», die ja nur 10 m voneinander entfernt liegen, wurde am 28.8.1970 beobachtet, daß *Salix serpyllifolia* auf Karbonat schon blühte, wogegen dieser eng am Boden dahinkriechende Zwergstrauch auf Silikat kaum Blütenknospen entwickelt hatte. *Galium anisophyllum* war auf Karbonat gerade am Aufblühen; auf Silikat waren die Knospen noch ganz geschlossen, und die Pflanzen waren anderthalbmal kleiner. Auch *Ligusticum mutellina* war auf Silikat viel weniger weit entwickelt als auf Karbonat. Ein ähnliches Verhalten der beiden letztgenannten Arten wurde am 31.7.1970 auch auf den Probeflächen «Strela Silikat 5» und «Karbonat 5» beobachtet. Man kann einwenden, daß der verschiedene phänologische Entwicklungszustand der drei Arten weniger mit Unterschieden in den Bodentemperaturen als mit solchen in den Nährstoff- und Konkurrenzbedingungen zusammenhängt. Dem spricht jedoch entgegen, daß die drei Arten im *Nardetum* und im *Seslerietum* vegetationskundlich ein sehr ähnliches Verhalten zeigen (vgl. Vegetationstabelle). Auf jeden Fall muß dieses Problem noch weiter bearbeitet werden.

Auch besitzen die Silikat- wie die Karbonatvegetation bezüglich der Temperaturverhältnisse eine «bedeutende Variabilität» (LÜDI 1948, S. 386, vgl. auch REHDER 1970). Somit spielen kleine Temperaturunterschiede für die Treue der Arten zum Substrat im allgemeinen keine Rolle. Im übrigen bestehen große Unterschiede zwischen den beiden Substraten ja nur zwischen sogenannt vegetationsfreien Stellen. Diese sind meist von den umgebenden Arten durchwurzelt, so daß eventuell dort aufkommende Pflanzen sehr bald in Konkurrenz mit den umgebenden Arten treten müssen. Die Wirkung der Konkurrenz ist aber im allgemeinen sicher stärker als diejenige geringer Temperaturunterschiede.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß im Untersuchungsgebiet der vegetationsfreie Karbonatboden wärmer ist als der entsprechende Silikatboden, daß aber diesem Unterschied im allgemeinen keine große Bedeutung für die Artengarnitur der beiden Standorte zukommt. Es kann jedoch sein, daß sich die erwähnten Unterschiede bei der Keimung entscheidend auswirken und daß sie an den ökologischen Grenzen der Arten, etwa den vertikalen Verbreitungsgrenzen, von Bedeutung sind. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die Frage, ob die Temperaturunterschiede zwischen Silikat und Karbonat bei der Erstbesiedlung der Standorte wesentlich sind.

III. Wasserfaktor und bodenphysikalische Untersuchungen

1. Wassergehalte, Desorptionskurven und Wasserversorgung

Bei allen Probeentnahmen zeigte sich, daß der Wassergehalt im Oberboden des *Nardetum* größer war als unter standörtlich entsprechenden Beständen des

Seslerietum (vgl. Tab. 10). Dies hat auch LÜDI (1948) auf der Schynigen Platte bei Interlaken festgestellt. Durch die Bestimmung von Desorptionskurven an einigen Proben wurde versucht abzuklären, ob dieser Unterschied für die Pflanzen wesentlich ist. Aber, obwohl die Böden unter dem *Nardetum* so verschieden von denen unter dem *Seslerietum* sind, bestehen in den in Gewichtsprozenten ausgedrückten Desorptionskurven von Oberflächenproben dieser Pflanzengesellschaften keine grundlegenden Unterschiede (vgl. Tab. 11 und Abb. 7).

Tabelle 10 Wassergehalte an vegetationsbedeckten, skelettarmen Stellen im Oberboden einander entsprechender Probeflächen auf Silikat (S) und auf Karbonat (K) bei Davos an verschiedenen Daten. Durchschnitte von 2–8 Proben

Datum		24.–26.9.1969		23.10.1969*		30.6.–3.7.1970	
Horizont		—1 bis —6 cm		—1 bis —6 cm		—1 bis —11 cm	
Meßgröße		$\frac{\text{cm}^3 \text{ H}_2\text{O}}{\text{dm}^3 \text{ Bo.}}$	H ₂ O in % des TrG. der 4-mm- Feinerde	$\frac{\text{cm}^3 \text{ H}_2\text{O}}{\text{dm}^3 \text{ Bo.}}$	H ₂ O in % des TrG.	$\frac{\text{cm}^3 \text{ H}_2\text{O}}{\text{dm}^3 \text{ Bo.}}$	H ₂ O in % des TrG.
Probefläche							
Strela	S1	460	73	210	45	450	61
	K1	260	56	100	32	200	24
	S3	420	76			450	66
	K3	300	39			380	40
	S4	420	76			450	66
	K4	300	39			380	40
	S5	510	70	130	26	420	47
	K5	240	38	160	29	210	23
Gotschna	S1	430	60			500	60
	K1	310	51			360	48
	S2	330	44			400	42
	K2	270	45			400	53
Durchschnitt	S	430	65	170	36	440	55
Durchschnitt	K	280	46	130	31	310	38

* Während einer Trockenperiode

Auch im Anteil pflanzenverwertbaren Wassers (in % g) ergibt sich keine Verschiedenheit. Eine Ursache hierfür liegt darin, daß die Proben unter dem *Seslerietum* unter den Stirnflächen und «Kanten» gestochen wurden, also an den Stellen, wo der Boden dem des *Nardetum* am ähnlichsten ist (vgl. Abb. 4). Auch können die Messungen aus methodischen Gründen ja nur an skelettfreien, also für das *Seslerietum* untypischen Bodenproben durchgeführt werden. Rechnet man die in Gewichtsprozenten ausgedrückten Werte mit Hilfe des Feinerdeanteils (< 4 mm) im Boden auf das Volumen um, so ergeben sich beim

Nardetum durchschnittlich 104 (63–145) mm pflanzenverwertbares Wasser (siehe S. 28) im Horizont 0–10 cm, beim *Seslerietum* 63 (42–84) mm. Diese Werte bedeuten, daß zwischen den beiden Pflanzengesellschaften Unterschiede in der Wasserversorgung bestehen. Berücksichtigt man auch die durchwurzelter Horizonte, die tiefer als 10 cm liegen, so werden diese Unterschiede noch deutlicher, denn beim *Seslerietum* enthalten diese Horizonte im allgemeinen doppelt so viel Skelett wie beim *Nardetum*, also maximal halb so viel pflanzenverwertbares Wasser.

Nach PISEK und CARTELLIERI (1941) ist der Wasserverbrauch von Pflanzengesellschaften, die den unseren ähnlich sind, relativ gering. Ein *Rhodoreto-Vaccinietum* und ein *Arctostaphylos-Calluna*-Gesträuch (beide in 1900 m), also Pflanzengesellschaften, die sicher mehr transpirieren als das *Nardetum*, verbrauchen nur 105 bzw. 189 mm Wasser pro Jahr; ein *Dryadeto-Firmetum* (in 2200 m) und eine offene Zwergstrauchheide (in 1900 m), beide auf Kalk, sogar nur 55 bzw. 90 mm. Der Wasserverbrauch an sommerlichen Standardtagen beträgt 1,6; 2,8; 1,1 bzw. 1,8 mm. Diese Werte, die Menge pflanzenverwertbaren Wassers, sowie die Tatsache, daß während der Hauptvegetationszeit durchschnittlich mehr als 100 mm Niederschlag pro Monat fallen (vgl. Abb. 2), besagen, daß die Wasserbilanz während dieser Zeit im allgemeinen ausgeglichen ist. Auf Karbonatboden müssen die Pflanzen aber mehr Energie aufwenden, um sich genügend mit Wasser zu versorgen, als auf Silikatboden. Besonders am Anfang und am Ende der Vegetationsperiode, bei geringer Schneebedeckung auch im Winter, können im Zusammenwirken mit Frostdrocknis sogar Schädigungen der Pflanzen infolge Wassermangels eintreten. Wie sich eine 22tägige niederschlagsfreie Periode auswirkt, die auf 34 Tage mit insgesamt nur 46 mm Niederschlag folgte, konnte am 23.10.1969 im Strelagebiet beobachtet werden. Auf Karbonatboden zeigten die folgenden Arten, trotz ihrer zum Teil tiefreichenden Wurzeln, deutliche Trockenheitsschäden: *Anthyllis alpestris*, *Bellidiastrum michelii*, *Draba aizoides*, *Androsace chamaejasme*, *Primula auricula*. Auf Silikatboden wurden schwache Schädigungen festgestellt bei *Trifolium alpinum*, *Primula integrifolia*, sehr wenig auch bei *Arnica montana*. Die Wassergehalte in 1–6 cm an jenem Datum sind in Tabelle 10 zusammengestellt. Die oberste Bodenschicht auf Karbonatboden war so trocken, daß sie von Trockenrissen durchquert war und zum Teil vom Wind weggeblasen wurde.

Wenn die Wasserversorgung so schlecht sein kann, daß sogar adulte Pflanzen permanent welken, so ist dies bei Keimlingen und Jungpflanzen noch um so mehr der Fall. LÜDI (1936) beobachtete bei Saatversuchen auf der Schynigen Platte (in 2000 m), daß infolge sommerlicher Trockenheit im *Seslerio-Semperviretum* ein sehr großer Anteil der Keimlinge, vor allem der Gräser, wieder einging. Nur Graskeimlinge, die zwischen Steinen oder im Schatten von Kräutern gekeimt waren, entwickelten sich. Bei den Saatversuchen im *Nardetum* berichtet LÜDI nichts über Absterben von Keimlingen infolge Trockenheit.

Auch wenn Trockenperioden nur alle paar Jahre eintreten, so wirken sie sich doch sehr entscheidend aus, denn wegen des langsamen Wachstums unter den

Tabelle 11 Wassergehalte von an \pm skelettfreien Stellen unter dem *Nardetum* bzw. unter dem *Seslerietum* gestochenen Bodenproben bei bestimmten Saugspannungen. Probeentnahme in 2–10 cm am 24./25.9.1969

Probestfläche	Bodenwassergehalte bei der Saugspannung												Pflanzenverwertbares Wasser $\frac{g}{dm^3}$	Feinerdeanteil ($< 4 \mu m$) $\frac{g}{dm^3}$	Pflanzenverwertbares $cm^3 \Delta$ Wasser pro 0-10 cm^3
	0,01 at		0,160 at		0,345 at		0,690 at		2 at		15 at				
	Feldkapazität										permanentener Welkepunkt				
	% g	s %	% g	s %	% g	s %	% g	s %	% g	s %	% g	s %			
<i>Nardetum</i> Str. S1	91,1 \pm 1,5	4,0	56,7 \pm 0,8	3,5	55,3 \pm 1,1	5,0	53,7 \pm 1,6	7,3	36,5 \pm 1,1	8,1	29,8 \pm 1,0	8,8	25,5	570	145
Got. S1	79,8 \pm 4,8	14,6	54,4 \pm 3,5	15,7	52,9 \pm 3,8	17,6	53,2 \pm 3,8	17,7	53,8 \pm 2,7	12,4	44,4 \pm 1,3	10,4	8,5	740	63
<i>Seslerietum</i> Str. K1	106,3 \pm 10,5	24,1	69,6 \pm 6,9	24,3	52,0 \pm 5,7	26,6	47,4 \pm 5,2	26,7	45,7 \pm 3,9	18,9	37,5 \pm 3,6	21,6	14,5	290	42
Got. K1	106,2 \pm 11,5	24,2	63,6 \pm 7,3	25,9	62,1 \pm 7,4	26,6	63,1 \pm 7,6	27,1	60,8 \pm 3,2	12,8	42,6 \pm 2,9	16,4	19,5	430	84

* Unter der Annahme, daß die Desorptionskurve des Bodens in 0–2 cm ähnlich ist wie die in 2–10 cm

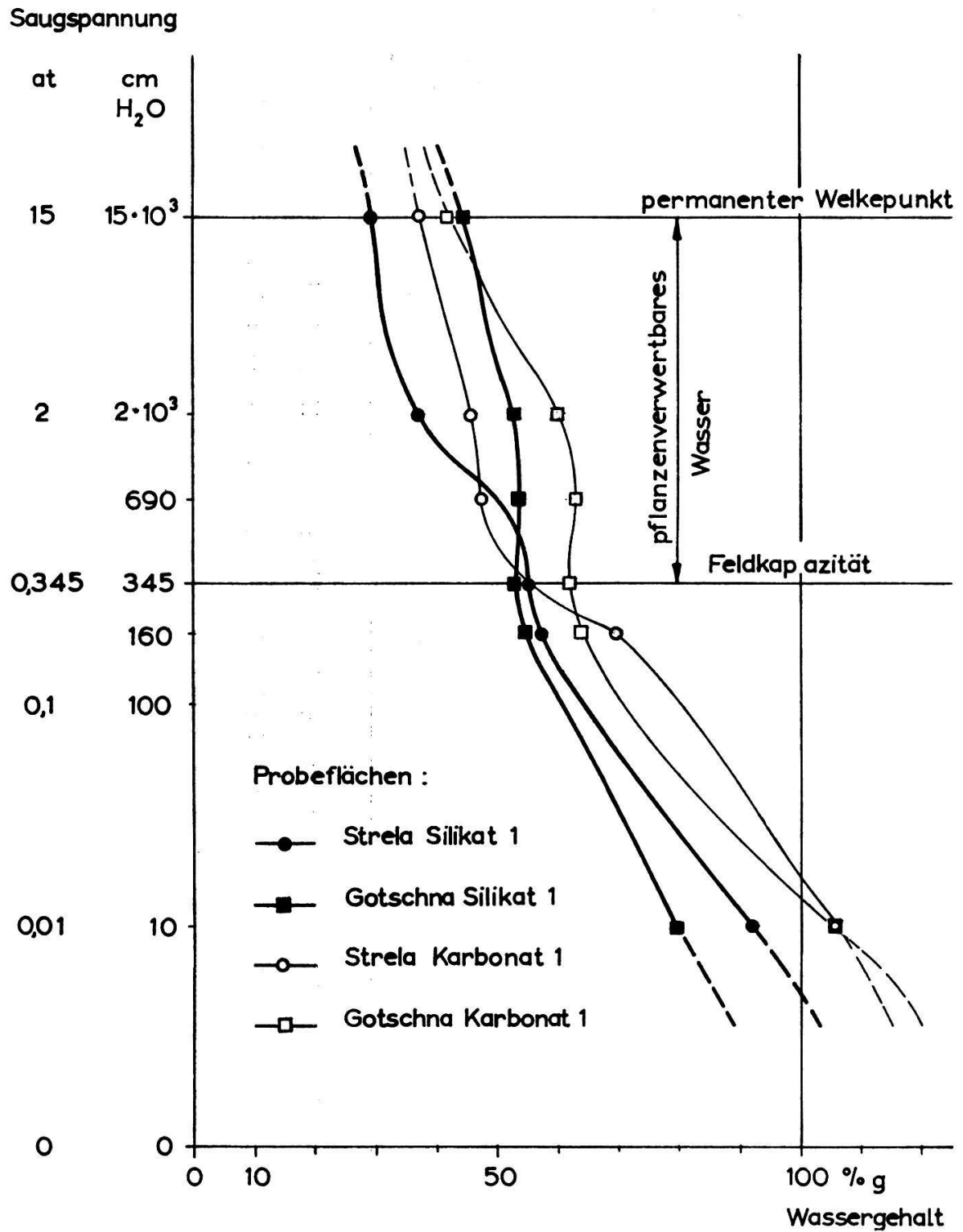


Abb. 7 Desorptionskurven von 2 Silikat- und 2 Karbonatböden, unter dem *Nardetum* bzw. unter dem *Seslerietum*. Probeentnahme in 2–10 cm am 24./25.9.1969

alpinen Bedingungen bleiben die Pflanzen lange im empfindlichen Jugendstadium. Ob zwischen den *Nardetum*-Arten und den *Seslerietum*-Arten bezüglich der Gefahr des Vertrocknens physiologische Unterschiede bestehen, müssen weitere Untersuchungen abklären. Jedenfalls kommen auf Karbonatboden mehr xeromorphe Arten vor als auf Silikatboden.

Im Wasserfaktor bestehen zwischen dem *Nardetum* und dem *Seslerietum* noch viele weitere Unterschiede. So zeigten die Messungen von LÜDI (1948, S. 101), daß die Wasserdurchlässigkeit (nach BURGER) des *Nardetum*-Bodens viel kleiner ist als die des *Seslerietum*-Bodens.

2. Scheinbare Dichte und Untersuchung der größten Kornfraktionen

Kurz soll noch auf die Mittelwerte und die Extremwerte der Bestimmung der scheinbaren Dichte und der Untersuchung der größten Kornfraktionen in den Probeflächen Strela S und K 1 bis 6 und Gotschna S und K 1 und 2 eingegangen werden. Die Proben wurden Anfang Juli 1970 mit 1-Liter-Burger-Zylindern in 2–12 cm unter Vegetation gestochen.

Boden	Scheinbare Dichte g/cm ³ \triangle kg/dm ³	> 4 mm* g/cm ³ \triangle kg/dm ³	> 2 mm* g/cm ³ \triangle kg/dm ³	< 2 mm g/cm ³ \triangle kg/dm ³	< 2 mm lufttrocken g/cm ³ \triangle kg/dm ³
S	0,79 (0,64–0,96)	0,19 (0,09–0,40)	0,31 (0,17–0,55)	0,48 (0,37–0,58)	0,53 (0,39–0,66)
K	0,87 (0,76–1,02)	0,36 (0,13–0,54)	0,47 (0,30–0,62)	0,41 (0,25–0,60)	0,42 (0,26–0,60)

* Der Anteil Wurzeln in diesen Fraktionen betrug beim Silikatboden durchschnittlich 0,011 g/cm³, beim Karbonatboden 0,014 g/cm³.

Beide Böden sind also als sehr locker zu bezeichnen; auch im Silikatboden sind die Wurzeln immer genügend mit Luftsauerstoff versorgt. Der Anteil Feinerde im Oberboden ist beim Silikat durchschnittlich 20% größer als beim Karbonat, in den tiefern Bodenschichten ist er dann sogar mehrere Male größer.

IV. Bodenchemismus

1. Allgemeines

Diese Analysen sind vor allem durchgeführt worden, um eine sichere Grundlage für spätere experimentelle Untersuchungen zu erhalten. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2 und 12a,b und in den Abbildungen 8 und 9 zusammengestellt. Mit diesen wird versucht, ein Bild davon zu geben, in welchen bodenchemischen

Eigenschaften sich einander entsprechende Silikat- und Karbonatstandorte unterscheiden, wie der betreffende Faktor innerhalb eines Bodentyps variiert und welche Mengenverhältnisse zwischen den verschiedenen Ionen bestehen.

Bei der Interpretation der Ergebnisse muß berücksichtigt werden, daß nur die obersten Bodenschichten untersucht wurden. Darunter folgen auf Silikat Bodenschichten, die der untersuchten recht ähnlich sind. Auf Karbonat hingegen folgt im allgemeinen ein sehr skelettreicher, nährstoffarmer A/C-Horizont (Bodenprofile vgl. Abb. 4). Die Proben wurden an nicht ausgesprochen skelettreichen und vegetationsarmen Stellen gestochen. Die Analysen können also kein genaues Bild von der auf das Volumen bzw. auf die Fläche bezogenen Nährstoffversorgung der Pflanzengesellschaften geben. Die durchschnittlichen Gehalte (\bar{x}) wurden auf das Volumen, also auf den Wurzelraum bezogen durch Multiplikation mit dem durchschnittlichen Feinerdeanteil der Volumeneinheit (aus E. III. 2).

Auf die physiologische und ökologische Bedeutung der Ergebnisse der chemischen Bodenanalysen soll, außer beim Stickstofffaktor, der auch experimentell näher untersucht wurde, nicht näher eingegangen werden. Ganz allgemein beeinflussen der Gehalt an Ionen und physiologische Vorgänge bei der Ionenaufnahme («Ionenkonkurrenz») das Wachstum der Pflanzen. Ob diese Beeinflussungen für das Vorkommen oder Fehlen einer bestimmten Art auf Silikat oder Karbonat wesentlich ist, hängt oft von den Konkurrenzbedingungen zwischen den höheren Pflanzen ab. Es ist also beides wesentlich, die rein physiologische Wirkung der Ionen und der Konkurrenzfaktor. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß, außer wenn Absterben, Sterilität oder sehr schlechtes Wachstum eintritt, Nährstoffexperimente keinen direkten Einblick in die ökologischen Verhältnisse vermitteln können. Dazu sind noch Konkurrenzexperimente nötig. Diese hingegen liefern auch schon für sich allein Einblicke in die Ökologie.

2. Karbonatgehalt

Nach dem Karbonatgehalt des Oberbodens wurden die beiden untersuchten Standorte benannt, und sie unterscheiden sich darin auch grundlegend (vgl. Tab. 2 und 12a, b). Die sogenannten Silikatböden enthalten bis in 15 cm Tiefe kein Karbonat, außer bei den Flächen Strela S5 und Gotschna S1, die jeweils 0,1 g Karbonat (als CaCO_3) pro 100 g Feinerde enthalten. Auch das Skelett der Silikatböden ist karbonatfrei, außer bei den genannten Flächen. Dies und auch die in einigen anderen Probeflächen vorhandenen Kalk- oder Dolomitsteine sind aber für die Artengarnitur unwesentlich. Die Karbonatböden enthalten in 1–6 cm in der Feinerde zwischen 2 und 70% Karbonat; in den tieferen Bodenhorizonten ist der Gehalt noch wesentlich höher. Das Skelett besteht je nach Fläche aus Kalk oder Dolomit.

Oberhalb eines bestimmten Schwellenwertes spielt die Karbonatmenge für das Pflanzenwachstum anscheinend keine Rolle mehr. Dies geht daraus hervor, daß im Bereich 2–70% Karbonat (als CaCO_3 , in der Feinerde), also im Ver-

hältnis 1 : 35, kein wesentlicher Unterschied in der Artengarnitur eintritt. Die Tatsache, daß viele *Seslerietum*-Arten auch auf Böden mit pH ~ 5,5 vorkommen, wo aus chemischen Gründen praktisch kein Karbonat mehr vorhanden sein kann, spricht dafür, daß viele Arten durch das Karbonat überhaupt nicht direkt beeinflußt werden. Indirekt ist das Vorhandensein oder Fehlen von Karbonat für die untersuchten Standorte aber von entscheidender Bedeutung. Möglichkeiten des indirekten Einflusses des Karbonats im Boden auf die Pflanzen sind zum Beispiel von ELLENBERG (1958) eingehend beschrieben und diskutiert worden.

3. Bodenreaktion und austauschbare Wasserstoffionen

Die Bodenreaktion (pH-Wert) ist der am leichtesten zu messende chemische Unterschied zwischen Silikat- und Karbonatboden. Eine direkte Wirkung auf das Pflanzenwachstum hat die Wasserstoffionenkonzentration «innerhalb der Grenzen der in natürlichen Böden auftretenden pH-Werte» nach TRÉNEL (1946, zit. nach ELLENBERG 1958) jedoch nicht. Die Kenntnis des pH-Wertes des Bodens erlaubt es jedoch, sich ein Bild zu machen vom maximalen Gehalt des Bodens an verfügbaren Spurenelementen (HODGSON 1963), vom Maximalgehalt des Bodenwassers an freien Aluminiumionen (MAGISTAD 1925), von der Form, in der der Stickstoff voraussichtlich im Boden vorliegt, von der Aufnehmbarkeit verschiedener Ionen, von kolloidchemischen Bodeneigenschaften, von der Freisetzung von Nährstoffen durch Auflösung der Minerale usw. Unter sonst vergleichbaren Bedingungen und im mittleren Bereich (pH 4,5–7) darf man den pH-Wert direkt als «ein Symptom für den Fruchtbarkeitszustand natürlicher Böden ansehen» (ELLENBERG 1958, S. 688).

Zwischen Silikat- und Karbonatboden herrscht sowohl an der Oberfläche wie auch in tieferen Horizonten (bei Karbonatböden ist dort der pH-Wert meist noch höher als an der Oberfläche) ein sehr großer Unterschied im pH-Wert. Der pH-Wert aller untersuchten Böden unter Karbonatvegetation liegt oberhalb pH 6,85 (in H₂O-Brei aus frischem, 4-mm-gesiebttem Boden), derjenige der Silikatböden liegt zwischen 4,7 und 5,6. Einige der chemischen, physikalischen und biologischen Folgen dieses Unterschiedes, der letzten Endes natürlich im Muttergestein der beiden Böden begründet liegt, gehen aus Tabelle 12 hervor oder werden in den folgenden Kapiteln besprochen.

Der pH-Wert fast aller untersuchter *Nardetum*-Böden liegt oberhalb der von PEARSALL (1952) festgestellten Grenze bei pH 4,5–4,8, wo eine grundlegende Veränderung der Artengarnitur eintritt. In vielen, vor allem englischen Untersuchungen zur Kalkfrage werden gerade Standorte mit pH-Werten unterhalb dieser Grenze mit Karbonatstandorten verglichen. Deswegen führten viele jener Arbeiten zu anderen Ergebnissen als die vorliegende.

Einigermassen parallel mit den Unterschieden zwischen Silikat und Karbonat im pH-Wert gehen auch die Unterschiede in der Menge austauschbarer Wasserstoffionen. Erstaunlich ist, daß auch in den Karbonatböden, also auch oberhalb pH 7, noch geringe Mengen austauschbarer Wasserstoffionen gemessen werden

Tabelle 12a Chemische Eigenschaften von Silikatböden in der alpinen Stufe bei Davos. Analysen lufttrockener 2-mm-gesiebter Mischproben aus 1–6 und aus 10–15 cm. Probeentnahme: 22./23.9.1969

Probefläche Analyse	Hori- zont cm	Strela						Gotschna		Durch- schnitte \pm Standard- abweichung $\bar{x} \pm s\bar{x}$	Streu- ung in % von \bar{x} $s\%$	Durch- schnittl. Gehalte pro dm ³ Boden
		S0	S1	S3	S4	S5	S6	S1	S2			
pH (H ₂ O-Brei) frisch ^Δ	1–6	4,9	4,7	5,15	4,75	5,6	4,75	5,6	5,2	5,08		
pH (H ₂ O-Brei) trocken	1–6	4,7	4,55	4,85	4,65	5,3	4,1	4,95	5,0	4,76		
pH (H ₂ O-Brei) trocken	10–15	4,8	4,7	5,0	4,9	5,4	4,6	4,9	5,0	4,91		
pH (0,1n KCl)	1–6	3,6	3,6	3,95	3,65	4,4	3,6	3,8	4,05	3,83		
pH (0,1n KCl)	10–15	3,85	3,8	3,85	3,85	4,1	3,8	3,65	3,75	3,83		
CO ₃ als CaCO ₃	1–6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0		
CO ₃ als CaCO ₃	10–15	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1	0,0		
NH ₄ –N-Akkumulation mg/100 g ^Δ	1–6	1,2	2,0	0,1	0,4	0,9	1,0	0,2	1,0	0,9 \pm 0,2	73	5,4
NO ₃ –N-Akkumulation mg/100 g ^Δ	1–6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	–	0,0	0,2	0,04		0,24
PO ₄ –P (CO ₂ -Extrakt) mg/100 g	1–6	0,109	0,062	0,058	0,054	0,054	0,050	0,078	0,100	0,071 \pm 0,008	32	0,38
K (CO ₂ -Extrakt) mg/100 g	1–6	1,0	1,6	1,7	1,6	1,0	2,4	0,9	0,9	1,4 \pm 0,2	39	7,4
Al _a (KCl-Austausch) mval/100 g	1–6	10,3	10,8	6,3	10,4	1,7	9,2	6,1	4,0	7,4 \pm 1,2	47	39,2
H _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	29,3	32,2	31,0	27,1	21,4	29,3	31,5	26,4	28,5 \pm 3,9	12	151,1
Ca _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	0,7	0,4	2,1	1,2	3,1	0,0	2,9	1,9	1,5 \pm 0,4	75	7,9
Mg _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	1,2	0,8	1,7	0,9	2,4	0,7	3,0	1,5	1,5 \pm 0,3	54	7,9
K _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	0,16	0,12	0,20	0,18	0,15	0,19	0,21	0,11	0,16 \pm 0,04	23	0,85
Na _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	0,12	0,11	0,12	0,12	0,07	0,14	0,10	0,12	0,11 \pm 0,01	19	0,58
KUK (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	1–6	26,7	27,3	30,3	23,8	31,7	24,3	40,5	23,8	28,6 \pm 2,0	20	151,6
Basensättigungsgrad S%	1–6	8	5	14	10	18	4	2	15	9,5		
Humus/organische Substanz g/100 g	1–6	15,5	19,6	16,5	18,6	12,6	18,9	18,6	13,1	16,7 \pm 3,0	52	88,5

^Δ 4-mm-Feinerte

[▲] Nettoakkumulation in 6wöchiger Laborinkubation (20 °C, 95% r.F.) 4-mm-gesiebter Mischproben

Tabelle 12b Chemische Eigenschaften von Karbonatböden in der alpinen Stufe bei Davos. Analysen lufttrockener 2-mm-gesiebter Mischproben aus 1–6 cm Tiefe. Probeentnahme: 22./23.9.1969

Probefläche	Strela						Gotschna		Durchschnitt \pm Standardabweichung $\bar{x} \pm s\bar{x}$	Streuung in % von \bar{x} $s\%$	Wilcoxon-Test: Vergleich S mit K	Durchschnittl. Gehalte pro dm ³ Boden
	K0	K1	K3	K4	K5	K6	K1	K2				
Analyse												
pH (H ₂ O-Brei) frisch ^Δ	7,55	7,4	7,1	7,4	7,55	7,2	7,3	6,85	7,30		***	
pH (H ₂ O-Brei) trocken	7,6	7,5	7,45	7,7	7,6	7,45	7,6	6,85	7,47		***	
pH (0,1n KCl)	7,2	7,25	6,95	7,35	7,3	7,0	7,1	6,45	7,08		***	
CO ₃ als CaCO ₃ %g	45,8	52,0	3,1	67,2	52,4	20,9	49,8	2,0	36,7 ± 8,7	67	***	
NH ₄ —N-Akkumulation mg/100 g ^Δ	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		***	0,0
NO ₃ —N-Akkumulation mg/100 g ^Δ	6,3	3,6	0,1	1,8	1,0	2,5	0,9	0,2	2,1 ± 0,7	102	***	10,7
PO ₄ —P (CO ₂ -Extrakt) mg/100 g	0,109	0,202	0,053	0,082	0,054	0,101	0,078	0,089	0,096 ± 0,015	49	n.s.	0,40
K (CO ₂ -Extrakt) mg/100 g	0,9	1,9	1,0	1,0	0,9	1,0	1,1	1,3	1,1 ± 0,4	93	n.s.	4,6
Al _a (KCl-Austausch) mval/100 g	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		***	0,0
H _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	7,9	4,4	7,5	8,6	5,5	9,7	6,7	13,7	8,0 ± 1,0	36	***	33,6
Ca _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	31,0	33,5	14,7	16,7	21,7	35,7	32,8	22,5	26,1 ± 2,9	31	***	109,6
Mg _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	14,8	16,2	7,9	7,8	10,3	17,8	16,1	11,9	12,9 ± 4,4	31	***	54,2
K _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	0,11	0,11	0,17	0,07	0,11	0,13	0,09	0,17	0,12 ± 0,04	30	*	0,50
Na _a (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	0,08	0,10	0,06	0,07	0,09	0,08	0,09	0,08	0,08 ± 0,01	49	**	0,34
KUK (BaCl ₂ -Austausch) mval/100 g	59,9	63,8	31,6	23,7	38,1	68,6	59,4	48,6	49,2 ± 5,8	33	*	206,6
Basensättigungsgrad S%	77	78	72	100	84	78	82	71	80,3		***	
Humus/organische Substanz g/100 g	19,0	22,3	8,9	9,3	11,2	25,8	20,7	18,7	17,0 ± 2,4	38	n.s.	71,4

^Δ 4-mm-Feinerde

[▲] Nettoakkumulation in 6wöchiger Laborinkubation (20 °C, 95% r.F.) 4-mm-gesiebter Mischproben

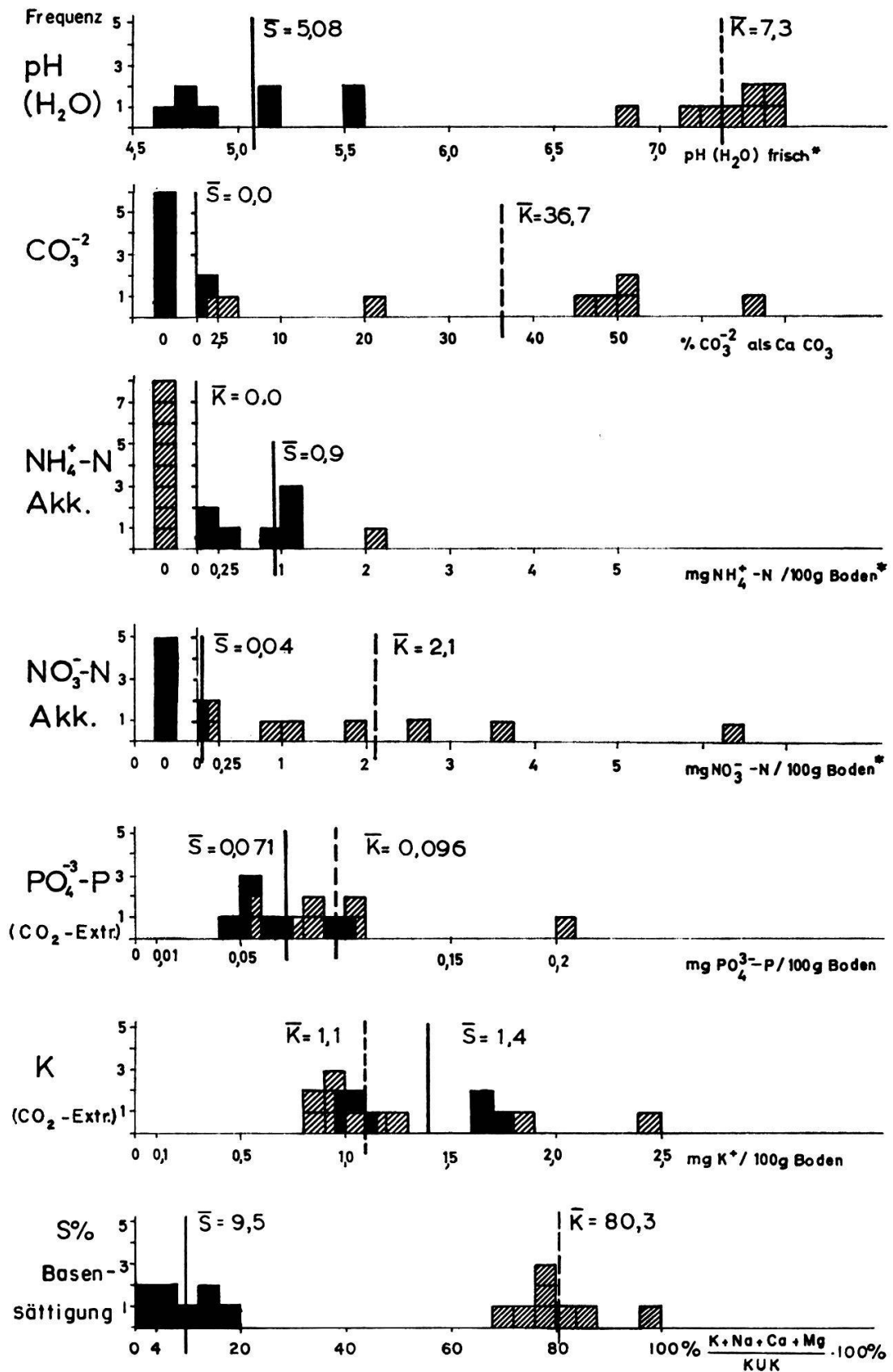


Abb. 8 Chemische Eigenschaften von 8 Silikat- und von 8 Karbonatböden in der alpinen Stufe bei Davos. Ergebnisse bezogen auf 100 g lufttrockene, 2-mm-gesiebte (* = 4-mm-gesiebte) Feinerde aus 1–6 cm Tiefe. Probeentnahme: 22./23.9.1969

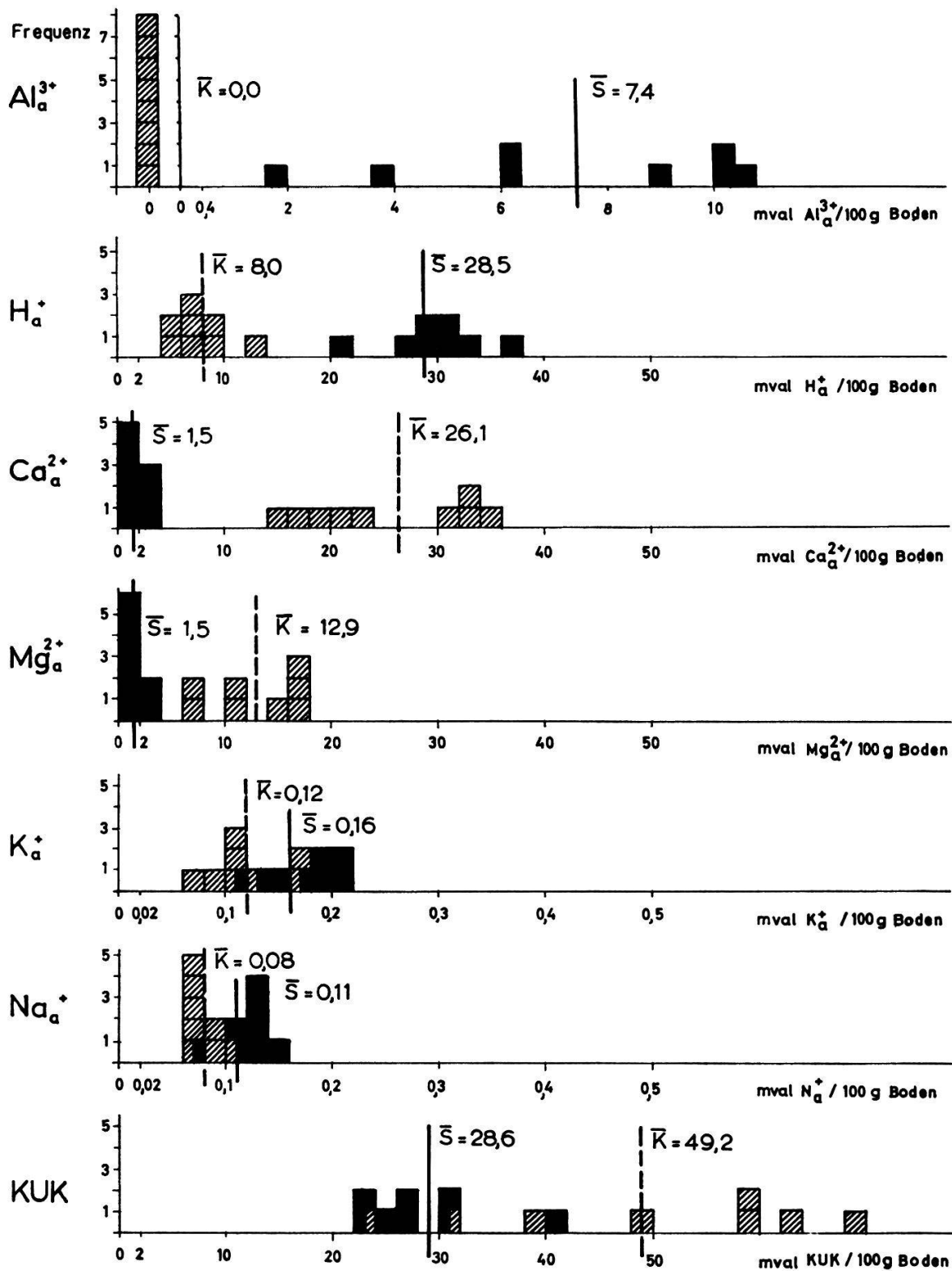


Abb. 9 Chemische Eigenschaften von 8 Silikat- und von 8 Karbonatböden in der alpinen Stufe bei Davos. Ergebnisse bezogen auf 100 g lufttrockene, 2-mm-gesiebte Feinerde aus 1–6 cm Tiefe. Probeentnahme: 22./23.9.1969

konnten. Dies liegt einerseits in der Methode begründet, andererseits hängt es aber auch mit dem relativ hohen Humusgehalt der Böden zusammen.

4. Stickstoffversorgung

In der Stickstoffernährung ergaben sich grundlegende Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Pflanzengesellschaften. Wie erwartet, wird in den sauren Mineralböden des *Nardetum* fast ausschließlich Ammonium angeliefert, in den neutralen bis alkalischen Böden des *Seslerietum* Nitrat (vgl. Tab. 4); denn die Ammonifikation findet bei allen in der Natur möglichen pH-Werten statt, die Nitrifikation hingegen besitzt ihr Optimum bei schwach saurer bis neutraler Reaktion (ELLENBERG 1958). Zum selben Ergebnis kam auch REHDER (1970) bei seiner Untersuchung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften in den bayerischen Alpen. Da diese Arbeit die Stickstoffversorgung des *Nardetum* und des *Seslerietum* sehr ausführlich behandelt, wurden die Stickstoffverhältnisse im Untersuchungsgebiet nur an einigen Stichproben untersucht. Der Mineralisationstest im Labor zeigt ein Ergebnis, das mit REHDERs übereinstimmt: die Stickstoffakkumulation in der Feinerde (< 4 mm) des *Nardetum* war nur etwa halb so groß wie die des *Seslerietum*. Einzelne Messungen der Stickstoffakkumulation in den Probeflächen auf dem Strelaberg in den Sommern 1969 und 1970 erlauben eine grobe Schätzung des Mineralstickstoffangebotes aus dem Boden. Es ergaben sich Werte von rund 10 kg N/ha und Vegetationsperiode beim *Nardetum* und rund 20 kg beim *Seslerietum*. Wieder tritt der Unterschied zwischen den beiden Gesellschaften deutlich hervor. Die Werte liegen aber viel tiefer als die, die REHDER errechnet hat. Dies rührt davon her, daß seine Pflanzengemeinschaften zum Teil reich an Leguminosen sind und daß seine Probeflächen 400 m tiefer, also noch in der subalpinen Höhenstufe liegen, was eine viel größere biologische Aktivität bedeutet. Im übrigen sind die erhaltenen Ergebnisse gut mit den gemessenen Trockengewichten der oberirdischen, nicht verholzten Pflanzenmasse korreliert, beträgt diese doch 0,8 t/ha beim *Nardetum* und 1,9 beim *Seslerietum* (vgl. S. 47). REHDER bestimmte bei seinen Messungen, trotz des bedeutenden Unterschiedes in der Stickstoffversorgung, in beiden Pflanzengemeinschaften erstaunlicherweise dieselbe Produktivität, nämlich 3 t/ha.

5. Gehalt an pflanzenaufnehmbarem Phosphat und Kalium

Durch die milde Extraktion mit an Kohlendioxid gesättigtem Wasser werden nur das Phosphat und das Kalium extrahiert, die auf jeden Fall von den Pflanzen aufnehmbar sind.

Sowohl der Silikat- als auch der Karbonatboden sind als mit Phosphat schlecht bis mäßig versorgt zu bezeichnen. Der WILCOXON-Test ergab, daß sich die beiden Substrate in diesem Faktor nicht statistisch gesichert unterscheiden. Der etwa doppelt so hohe Durchschnittswert beim Karbonat ist einzig auf den hohen

Gehalt des Bodens Strela K1 zurückzuführen. Auch bei den nach der Laktamethode durchgeführten Analysen der Versuchsböden (Tab. 2) ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede zwischen Silikat und Karbonat.

Die Silikatböden sind mäßig bis genügend mit Kalium versorgt; beim Karbonat ist nur der Boden Strela K1 genügend mit Kalium versorgt, alle anderen sind es nur mäßig. Es bestehen in den Gehalten der Feinerde keine nach dem WILCOXON-Test gesicherten Unterschiede zwischen den beiden Substraten. Werden die Gehalte auf den Liter Boden bezogen, so zeigt sich, daß der Silikatboden durchschnittlich anderthalbmal mehr Kalium enthält als der Karbonatboden. Mit der Laktatextraktion, durch die auch die nicht unmittelbar aufnehmbaren, fester gebundenen Anteile des Kaliums im Boden erfaßt werden, zeigt sich bei den Versuchsböden (Tab. 2), daß der Silikatboden eine 2mal größere Kaliumreserve enthält als der Karbonatboden. Ob diese Unterschiede für die Substratspezifität gewisser Arten verantwortlich sind, kann erst durch weitere Untersuchungen abgeklärt werden.

6. Gehalt an austauschbarem Kalium, Natrium, Kalzium und Magnesium

Im Gehalt an austauschbarem Kalium und Natrium bestehen zwischen den beiden Böden geringe, aber nach dem WILCOXON-Test statistisch gesicherte Unterschiede. Natrium ist für die Substratspezifität gewisser Sippen jedoch sicher nicht verantwortlich, da es kein Pflanzennährstoff ist und auch nicht in so großer Konzentration vorliegt, daß es das Pflanzenwachstum beeinflussen könnte. Der Unterschied im Kaliumgehalt bestätigt das Ergebnis des vorhergehenden Kapitels.

Beim austauschbaren Kalzium und Magnesium ergaben sich sehr große Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonatboden. Dies wurde natürlich erwartet, denn beim Karbonat handelt es sich ja um Kalzium- und Magnesiumkarbonat. Der Karbonatboden enthält in der 2-mm-Fraktion 10–20mal mehr Kalzium und 5–10mal mehr Magnesium als der Silikatboden. Trotz der geringen Gehalte der letzteren kann dieser noch als genügend mit Kalzium und Magnesium versorgt betrachtet werden. Ob diesem großen Unterschied eine direkte ökologische Bedeutung zukommt, ist unklar.

Das Verhältnis von Kalzium und Magnesium zu Kalium beträgt beim Silikatboden durchschnittlich 11:1, beim Karbonatboden 200:1. Inwieweit dies direkt oder indirekt das Vorkommen gewisser Sippen auf nur einem der Böden beeinflußt, ist nicht eindeutig geklärt. BRADSHAW (1961), der auch weitere Literatur zitiert, sieht in der sogenannten «Ionenkonkurrenz» zwischen Kalzium und Kalium eine der möglichen Ursachen für das schlechte Wachstum eines von saurem Boden stammenden Ökotypen von *Festuca ovina*. Nach ELLENBERG (1958) bleibt es aber fraglich, ob der verschiedenen Aufnehmbarkeit der Ionen in Abhängigkeit von den Mengenverhältnissen der Ionen (auch der Wasserstoffionen) im Boden überhaupt eine wesentliche Bedeutung für die Kalkfrage zukommt. Auch wenn die meisten Standortseigenschaften sich erst zusammen mit

der Konkurrenz entscheidend auswirken, so müssen sie doch, so scheint mir, auch schon für sich allein als wesentlich angesehen werden, denn sie prägen ja das Konkurrenzgeschehen mit (vgl. S. 16–24).

7. Kationenumtauschkapazität und Basensättigung

Beim Karbonatboden beträgt die Kationenumtauschkapazität durchschnittlich 50 mval/100 g lufttrockene Feinerde, die Basensättigung 80%, beim Silikatboden 29 mval bzw. 10%. Es sind also große (und gesicherte) Unterschiede vorhanden. Die Kationenumtauschkapazität des Silikatbodens ist im Vergleich zu der von Braunerden des Mittellandes (KÜNZLI 1967) relativ groß, die Basensättigung ist als ausgesprochen gering zu betrachten.

8. Gehalt an austauschbarem Aluminium

Die Toxizität des Aluminiumions ist einer der wenigen Faktoren, «denen mit Sicherheit eine Bedeutung für das verschiedene Verhalten der Arten und ihre ungleiche Verbreitung in der Natur zukommt» (ELLENBERG 1958). Aluminium ist bei tiefen pH-Werten als hydratisiertes Ion in Lösung, bei schwach saurer und neutraler Reaktion fällt es als Hydroxid aus, und in sehr basischem Milieu liegt es wieder gelöst als Aluminat vor. Die Werte der Tabellen 12a und b stimmen mit diesem Sachverhalt gut überein, indem die Silikatböden je nach Säuregrad mehr oder weniger, die Karbonatböden so gut wie kein austauschbares Aluminium enthalten.

Gemäß den Untersuchungen von MAGISTAD (1925) kann gesagt werden, daß die Silikatböden mit ihren pH-Werten (H_2O -Brei mit frischem, 4-mm-gesiebttem Boden) zwischen 4,7 und 5,6 gerade an der Grenze liegen, wo die Aluminiumkonzentration im Bodenwasser so groß wird, daß sie auf empfindliche Arten toxisch wirkt. Nach MAGISTAD bestehen nämlich zwischen pH 7,0 und 5,22 keine großen Unterschiede in der Löslichkeit des Aluminiums (0,2–0,8 ppm), also kann in diesem Bereich voraussichtlich kein Schwellenwert für die Toxizität dieses Ions liegen. Erst unterhalb pH 4,7 steigt die Löslichkeit rasch an: bei pH 4,66 etwa 1,2 ppm; bei pH 4,51 etwa 3,4 ppm; bei pH 4,27 schon 23 ppm. In diesem Bereich müssen also bei den verschiedenen Arten die Schwellenwerte für die Aluminiumtoxizität liegen. Dies zeigen zum Beispiel die Ergebnisse der Untersuchungen von RORISON (1960) an *Scabiosa columbaria*, die wohl auch für *S. lucida* und andere Arten zutreffen dürften.

9. Humusgehalt

Im durchschnittlichen Humusgehalt bestehen keine statistisch gesicherten Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonatboden. Außer den Böden der Flächen «Strela K 3» und «K 4» sind alle humusreich. In der Verteilung des Humus im Boden unterscheiden sich die Böden. Beim Silikatboden ist der Humus im Boden der ganzen Probestfläche vorhanden, und der Gehalt nimmt im Profil von

oben nach unten rasch ab. Auf Karbonat hat es die schon auf Seite 52 beschriebenen, an der Oberfläche praktisch humusfreien und vegetationsarmen Tritflächen und die Stirnflächen der Stufen mit zum Teil sehr humusreichem Boden. Es kann angenommen werden, daß dieser Unterschied zwischen Silikat und Karbonat sich vor allem beim Aufkommen von Keimlingen entscheidend auswirkt.

F. Ökologische Bedeutung der festgestellten Unterschiede zwischen Silikat- und Karbonatboden und Versuche mit charakteristischen Arten

I. Vorkommen einiger bisher in der Arbeit als karbonattreu angesehener *Seslerietum*-Arten auf saurem bis mäßig saurem Silikatboden im Untersuchungsgebiet

Die folgenden, bisher in der Arbeit als karbonattreu angesehenen *Seslerietum*-Arten (mit Stetigkeit in der Vegetationstabelle $\geq 11\%$) kommen im Untersuchungsgebiet meist an Spezialstandorten auf Silikatböden vor, deren pH-Wert dem des *Nardetum* entspricht. Dies bedeutet, daß die chemischen Eigenschaften des *Nardetum*-Bodens für diese Arten wohl kein Hindernis für die Besiedlung darstellen. Der Grund für ihr Fehlen im *Nardetum* liegt also vor allem in den mikroklimatischen oder biotischen Standortbedingungen oder in der Wasserversorgung.

Solche *Seslerietum*-Arten sind:

Aster alpinus. Von dieser Art ist bekannt, daß sie auch saure Böden nicht meidet. An exponierten Stellen wurde sie mehrfach bei pH 5,5–6,0 gefunden, in den Felsen am Strelagrat sogar bei pH 5,1.

Bartsia alpina kommt vielerorts auf Böden mittleren pH-Wertes vor, in einer Geröllhalde unterhalb des Strelaseelis sogar mit *Nardus* und *Potentilla aurea* auf skelettreichem Silikatrohboden bei pH 5.

Bellidiastrum michelii hat das Schwergewicht der Verbreitung auf Karbonatboden, wurde aber an offenen Stellen nahe der Silikat-Karbonat-Grenze mehrfach auch in *Nardetum* gefunden, so in den Probeflächen «Strela S3», «Gotschna S1» und «S2» bei pH 5,35–5,6 im Wurzelraum.

Daphne striata kommt in der steilen, südexponierten Geröllhalde des Strelagrates auf Silikatrohboden bei pH 5–6 u.a. zusammen mit *Nardus* und *Calluna* vor. Neben der Probefläche «Gotschna S1» gedeiht die Art in einem lückigen *Nardetum* bei pH 5,6 im skelettreichen Hauptwurzelraum. Diese Art ist anscheinend allgemein auf feinerdereichen, gut mit Wasser versorgten Böden konkurrenzschwach und leicht thermophil.

Erica carnea kommt an vielen Orten auf skelettreichen, trockenen und relativ warmen Silikatböden vor, so z.B. oberhalb der Schwarzseealp auf Radiolaritboden (pH in der Humusaufgabe: 5,2; in der Mineralerde: 6,0) zusammen mit *Nardus*, *Calluna* und *Vaccinium myrtillus*. Am Strelagrat an derselben Stelle wie *Daphne striata*.

Hippocrepis comosa wurde in der Probefläche «Gotschna S2» in wenigen Exemplaren gefunden (pH im Wurzelraum = 5,0). Auch in Deutschland wurde diese Art auf Böden beobachtet, die in der Rhizosphäre tiefe pH-Werte haben, z.B. von LÖTSCHERT (1959) bei pH 4,9–5.

Minuartia verna kommt nie im *Nardetum* vor, wurde aber an der Silikat-Karbonat-Grenze auf dem Strelagrat an offenen Stellen auch auf Böden mit pH 4–5 gefunden (benachbarte Arten: *Chrysanthemum alpinum*, *Avena versicolor*).

Polygala chamaebuxus wurde nie in einem geschlossenen *Nardetum* gefunden, jedoch an offenen Stellen auf skelettreichem Boden bei pH 5,6. Daß diese Art auch saure Böden nicht meidet, ist bekannt.

Saxifraga aizoon kommt nie im *Nardetum* vor, wurde aber in der Geröllhalde östlich des Strelaseelis auf verwitterndem Silikatrutschutt zusammen mit *Vaccinium myrtillus* und *Anthoxanthum alpinum* bei pH 4,5–5 im Wurzelraum gefunden.

II. Vorkommen von silikattreuen *Nardetum*-Arten und karbonattreuen *Seslerietum*-Arten auf schwach sauren bis neutralen Böden im Untersuchungsgebiet

Viele Messungen ergaben, daß so gut wie alle *Nardetum*-Arten auf Böden mit pH-Wert bis gegen 6,5 vorkommen: sie sind also keineswegs auf mäßig saure bis saure Bedingungen angewiesen.

Die folgenden Arten wurden sogar auf Böden mit pH 6,5–6,8 gefunden: *Gentiana kochiana*, *Potentilla aurea*, *Anthoxanthum alpinum*, *Sieversia montana*. *Plantago alpina* wurde auf neutralem Boden gefunden. Die folgenden, in der Vegetationstabelle als silikattreu bezeichneten Arten wurden sogar auf Karbonatboden (pH > 7) gefunden: *Primula integrifolia*, *Selaginella selaginoides* (beide auf relativ feuchtem Boden) und *Vaccinium vitis-idaea*. *Hieracium pilosella* und *Festuca rubra* sind sehr polymorphe Arten, von denen es verschiedene edaphische Ökotypen gibt.

Auch bei den *Seslerietum*-Arten mit Stetigkeit in der Vegetationstabelle $\geq 11\%$ gibt es eine ganze Reihe, die zwar im *Nardetum* nie vorkommen, aber auf schwach sauren Böden durchaus gut gedeihen. Dort trifft man sie sogar zusammen mit *Nardetum*-Arten an. Wegen dieses Verhaltens erscheint die Grenze zwischen Silikat- und Karbonatflora verwischt, worauf gewisse Widersprüche in der Literatur zur Kalkfrage zurückzuführen sind. Das Vorkommen gewisser *Seslerietum*-Arten auf Böden mit pH 5,5–6,5 bedeutet, daß diese Arten keineswegs auf große Karbonatkonzentrationen im Boden angewiesen sind. Solche Arten sind:

Anthyllis alpestris kommt in der Aufnahme­fläche «Strela S9», am Strelagrät und in der Nähe der Probefläche «Gotschna S2» zusammen mit vielen typischen *Nardetum*-Arten (*Sieversia montana*, *Nardus*, *Chrysanthemum alpinum*) bei pH 5,7–6,4 vor. Immer ist aber das Karbonat nur wenige Meter entfernt.

Carduus defloratus gedeiht an vielen Stellen auch auf Silikatboden von pH ~ 6 .

Plantago montana kommt wenige Meter nördlich der Probefläche «Gotschna S2» zusammen mit vielen *Nardetum*-Arten bei pH 6 vor.

Scabiosa lucida kommt bei der Aufnahme­fläche «Strela S8» wenige Meter vom Karbonat entfernt in einem lockeren *Nardetum* vor. Dort teilt diese Art u. a. mit *Sieversia montana* denselben Wurzelraum, in dem pH-Werte zwischen 6,0 und 6,9 gemessen wurden. Auch bei der Station Strelapaß bei pH 6,0–6,2.

Senecio doronicum kommt im Untersuchungsgebiet auch an konkurrenzarmen Silikatstandorten mit pH 5–6 vor.

Sesleria coerulea kommt unterhalb der Probestfläche «Strela S3» zusammen mit *Vaccinium myrtillus*, *Potentilla aurea* und *Gentiana kochiana* bei pH 5–6 im Wurzelraum vor. An dieser Stelle hat es Silikat- und Karbonatschutt, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß die Wurzeln auch mit neutral bis alkalisch reagierendem Boden in Kontakt sind. Nach ZLATNIK (1928) kommt diese Art auch auf kalkfreien Böden bei pH 5,5 vor.

In der subalpinen Höhenstufe, also unter klimatisch und geomorphologisch weniger extremen Bedingungen als im Untersuchungsgebiet, kommen nicht selten Bestände vor, die aus substratreuen *Nardetum*-Arten und *Seslerietum*-Arten zusammengesetzt sind. So wurden auf der Schatzalp (1870 m) an einem feuchten Hangfuß, also bei relativ guter Nährstoffversorgung, in einem 100% deckenden, durchschnittlich 15 cm hohen Weiderasen unter anderem gefunden: *Nardetum*-Arten: *Nardus stricta*, *Potentilla aurea*, *Plantago alpina*, *Calluna vulgaris*, *Campanula barbata*

Seslerietum-Arten: *Sesleria coerulea*, *Scabiosa lucida*, *Globularia nudicaulis*, *Helianthemum grandiflorum*

Der pH-Wert des recht homogenen Bodens betrug am 20.8.1970: in 0–5 cm pH 6,25–6,4, in 10–15 cm pH 6,8–6,9.

LÜDI (1957) stellte auf der Schynigen Platte (2000 m) im Berner Oberland auf einer ziemlich tiefgründigen Braunerde mit etwas Kalksteinen und pH-Werten von 5 in 5 cm Tiefe und 7 in 25 cm das Vorkommen der *Nardetum*-Arten *Nardus stricta*, *Potentilla aurea*, *Sieversia montana*, *Leontodon helveticus*, *Plantago alpina* zusammen mit den *Seslerietum*-Arten *Sesleria coerulea*, *Anthyllis vulneraria* s.l., *Euphrasia salisburgensis*, *Chrysanthemum montanum* fest.

All die erwähnten Beispiele bestätigen die bekannte Tatsache, daß auf Böden mit pH 5,5–6,5 praktisch alle Arten gut gedeihen. Eine weitere Ursache für das gemeinsame Vorkommen von *Nardetum*-Arten und *Seslerietum*-Arten kann darin liegen, daß sie in verschiedenen Bodenschichten wurzeln (vgl. LÖTSCHERT 1959).

III. Substratspezifität einiger bisher in der Arbeit noch nicht untersuchter Arten nach Angaben der Literatur

In vielen Floren- und ähnlichen Werken (BRAUN-BLANQUET und RÜBEL 1932/1936, HEGI 1908 ff., ISSLER 1938, LANDOLT 1962, OBERDORFER 1962, SCHIBLER 1937, SCHROETER 1910, ZOLLER et al. 1964) finden sich Angaben über die Substratspezifität von im *Nardetum* oder im *Seslerietum* vorkommenden Sippen. Oft sind aber dabei die Begriffe nicht genau genug definiert, und den Angaben liegen keine Messungen zugrunde. Im allgemeinen sind die Bezeichnungen «auf Silikat», «acidophil», «kalkmeidend» usw. ökologisch gesehen zuverlässiger als die Bezeichnungen «auf Kalk», «calciphil», «kalkzeigend» oder ähnliche; denn Silikat bleibt bei der Verwitterung sauer, «bleibt Silikat», wogegen Karbonat im Laufe der Zeit entkarbonatet werden kann. Dabei bleiben Alumosilikate zurück, die sauer reagieren. Mitten in Kalkgebieten können, vor allem in ebener Lage und auf kleinen Absätzen, vollständig entkarbonatete Stellen entstehen, die dann Silikatpflanzen tragen. Solche Stellen wurden zum Beispiel

an den steilen Bergflanken beim Strelapaß mitten im Kalk- bzw. Dolomitgebiet mehrfach gefunden. Sie sind oft nur wenige Quadratdezimeter groß, haben in 0–10 cm Tiefe pH-Werte bis 5,7, und es kommen *Sieversia montana*, *Vaccinium myrtillus*, *Nardus stricta*, *Gentiana kochiana*, *Potentilla aurea* und weitere substrattreue *Nardetum*-Arten auf ihnen vor. Ähnliches beobachtete zum Beispiel auch LÜDI (1959, S. 43).

Wegen der soeben erwähnten Gründe sollen im folgenden nur diejenigen Literaturangaben erwähnt werden, wo wenigstens der pH-Wert des Bodens gemessen wurde oder wo *Seslerietum*-Arten auf Silikat gefunden wurden:

Biscutella levigata kommt nach SCHIBLER (1937) auch mitten im Silikatgebiet vor.

Carex flacca gedeiht auch auf Böden, die stellenweise pH 5,6 haben (ALBRECHT 1969).

Dryas octopetala ist auch in Norwegen eine Karbonatpflanze, wurde aber noch bei pH (KCl-Filtrat) 4,6 blühend gefunden (LUNDE 1962). Auch im Untersuchungsgebiet wurde *Dryas* zusammen mit den typischen *Nardetum*-Arten *Chrysanthemum alpinum* und *Festuca halleri* mehrfach auf Böden mit pH 5–6 gefunden. Immer waren aber Karbonatboden oder wenigstens Kalkschutt in der Nähe, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß die Wurzeln damit in Kontakt standen.

Gnaphalium supinum kommt nach SCHIBLER (1937) auf Silikat, selten auch auf Karbonat vor. Das mögliche Vorkommen auf Karbonat wird durch die Experimente von RAHN (1968) bestätigt, die ergaben, daß diese Art bei 0,8% Kalk in der Feinerde und pH 7 gut gedeiht.

Zum Abschluß sollen noch einige Literaturangaben zusammengestellt werden, aus denen hervorgeht, daß eine ganze Reihe von *Nardetum*-Arten aus rein chemisch-physiologischen Gründen nicht auf Karbonatboden oder entsprechendem Substrat gedeihen können. Solche Arten sind:

Arnica montana erreicht auf Kalkrohboden (pH 7,6; 14,7% CaCO_3) nur geringen Rosettendurchmesser, dann Wachstumsstillstand; auf Lehmboden (pH 7,1 und 0,2% CaCO_3) jedoch gutes Wachstum (KNAPP 1953). Diesem Ergebnis widersprechen jene von BOGNER und DIETERICH (1968).

Calluna vulgaris. Auf Karbonatboden einige Jahre normales Wachstum, aber keine Blüten (SCHMIDT 1957). Kann mit Nitrat bei pH 8,0 praktisch nicht wachsen (BOGNER 1968).

Deschampsia flexuosa. Das physiologische Verhalten dieser Art wurde u.a. untersucht von OLSEN (1923), SEBALD (1956), HACKETT (1965) und BOGNER (1968). Die Ergebnisse stimmen darin überein, daß *D. flexuosa*, wenn auch mit stark reduzierter Vitalität und Chlorosesymptomen, auch auf basischen Substraten wachsen kann, sogar noch bei Kalkgehalten bis 12% (RORISON 1967). Die Art wurde auch in der Natur auf Böden mit pH 7 in 0–3 cm gefunden (GRIME und HODGSON 1969), ja sogar bei pH-Werten über 7 (FEHÉR et al. 1933). Trotzdem ist es fraglich, ob sie sich auf Karbonatböden zu halten vermag und keimfähige Samen produzieren kann.

Nardus stricta gedeiht nach Angaben von DE COULON (1923) auf gekalktem *Nardus*-Boden 1,5–2mal schlechter als auf ungekalktem und hat dort auch heller grüne Blätter. Die Ursache hierfür liegt nicht in der anderen Stickstoffform auf basischem Boden, denn mit Nitrat wächst *Nardus* nach DE COULON sehr gut.

Vaccinium myrtillus. Auf Karbonatboden sterben die Pflanzen ab, zum Teil erst nach drei Jahren (SCHMIDT 1957). BOGNER (1968): ähnliches Verhalten wie *Calluna*.

IV. Keimversuche und Literaturangaben über Keimung

Die Samenkeimung wird nach KNAPP (1967, S. 46) im allgemeinen von den (chemischen) Bodeneigenschaften relativ wenig beeinflusst. ELLENBERG (1958, S. 661) stellt mit ZOLLITSCH (1927) übereinstimmend fest, daß es «unwahrscheinlich» ist, «daß die Bodenacidität bereits bei der Keimung eine Auslese unter den Arten bewirkt».

Die Untersuchungen von HARPER et al. (1965) haben gezeigt, daß die Arten je nach der Mikrotopographie des Keimbettes ganz unterschiedlich keimen. Diese Autoren sehen darin eine der Ursachen für das Vorkommen verschiedener Arten in ein und derselben Pflanzengesellschaft.

Aus den Arbeiten vieler Autoren (z.B. KNAPP 1967, KINZEL 1913–1927) geht hervor, daß es schwierig ist, aus Keimversuchen mit Wildpflanzen auf die Situation am Standort zu schließen, da bei Wildpflanzen die Keimung der Samen einer Art sich über sehr lange Zeit erstrecken kann (Keimverzug). Unter Umständen sind es nicht die schon sofort im Herbst keimenden Individuen, die die neuen Glieder einer Population stellen, sondern diese wachsen aus den schwach keimfähigen Samen heran, die erst im darauffolgenden Frühling keimen. Die rasch gekeimten Pflanzen sterben im Winter. Ein anderer, schon lange bekannter und zum Beispiel von KINZEL (1913–1927) und LÜDI (1932) untersuchter Aspekt der Keimungsphysiologie sind die Einflüsse von Licht, Frost und Hitze: Lichtkeimer, Dunkelkeimer, Frostkeimer.

Im folgenden sollen die Ergebnisse einiger Beobachtungen und Versuche mitgeteilt werden; dann soll noch kurz auf die synökologischen Bedingungen der Keimung eingegangen werden.

Spontane Keimung in den Versuchsböden in Birmensdorf

Scabiosa lucida-Samen keimten sowohl auf dem Karbonat- als auch auf dem Braunerde-A₁- und dem Silikatboden. Auf allen drei entwickelten sich 1969 bis 3 cm hohe Keimlinge, die den Winter gut überstanden. *Minuartia verna* keimte in großer Anzahl auf dem Karbonatboden und bildete im Sommer 1969 in 2–3 Monaten Polster von 10 cm Durchmesser, die 1970 blühten. Auch auf Silikatboden entstanden aus Samen, die beim Bepflanzen in ihn gelangt waren, einige Polster. *Nardus* keimte auf allen drei Substraten, und sogar auf Karbonat wuchsen im Sommer 1970 bis 5 cm hohe Pflänzchen heran, die allerdings später wieder abstarben. *Sieversia montana*-Samen fielen auf alle drei Substrate und keimten im Frühling 1970 vor allem auf dem Silikat-, weniger auf dem Braunerde-A₁- und nur in wenigen, sehr bald gelb werdenden Exemplaren auf dem Karbonatboden.

Im Frühling 1970 wuchs auf Silikatboden im Versuch Strelaberg ein gesundes Exemplar von *Kernera saxatilis* heran, das im Sommer blühte und dann Samen bildete.

1. Versuch: Keimung im Labor auf Silikat- und auf Karbonatboden mit oder ohne Frostbehandlung

Im März 1970 wurden bei Zimmertemperatur Keimversuche auf 2-mm-gesiebttem Boden in Petrischalen angesetzt. Gegossen wurde mit ionengetauschtem Wasser. Die Samen waren reif und, nachdem einige Frostnächte über sie gegangen waren, im Herbst 1969 im Untersuchungsgebiet gesammelt und trocken bei Zimmertemperatur aufbewahrt worden.

Tabelle 13 Keimversuche mit einigen Arten alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden in Petrischalen

Art	Samen pro Petri- schale	Beobachtung		Anzahl gesunde Keimlinge pro Petrischale			
		nach Aussaat	nach Ende der Vernali- sation Tag	Silikatboden		Karbonatboden	
					vernali- siert		vernali- siert
<i>Nardetum</i> -Arten:							
<i>Nardus stricta</i>	20	49	28	5; 7	5; 2	2; 2	2; 3
<i>Campanula barbata</i>	100	11	12	40; 56	7; 2	98*; 95*	0; 0
<i>Trifolium alpinum</i>	20	11	12	3; 3	2; 3	2; 2	1; 2
<i>Gnaphalium supinum</i>	25	11	12	4; 8	4; 3	2; 1	2; 5
<i>Seslerietum</i> -Arten:							
<i>Sesleria coerulea</i>	20	49	28	2; 7	4; 7	4; 7	9; 13
<i>Minuartia verna</i>	25	33	12	2; –	3; 2	3; 1	1; 0
<i>Kernera saxatilis</i>	50	11	12	10; 11	2; 5	7; 16	1; 1
<i>Helianthemum alpestre</i>	50	4	12	6; 5	9; 8	20; 13	1; 4

* Ein rasches Absterben der Keimlinge folgte später.

Es wurden zwei Versuchsserien angesetzt: bei der einen wurden die Petrischalen im Labor an einen hellen Ort gestellt; bei der anderen wurden sie drei Wochen bei +2°C in Dunkelheit im Kühlschrank aufbewahrt (Vernalisation) und erst dann an den hellen Ort im Labor gestellt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 13 zusammengestellt. Von *Campanula barbata* und *Helianthemum alpestre* hatte es beim Zeitpunkt der Zählung in der nicht vernalisierten Versuchsserie auf Karbonatboden ungefähr doppelt so viel gesunde Keimlinge als auf Silikatboden. Bei *Nardus stricta* und *Gnaphalium supinum* war das Gegenteil der Fall. Diese und die bei den übrigen Arten beobachteten Unterschiede dürfen jedoch nicht als gesichert angesehen werden. Dasselbe gilt für die

ganze vernalisierte Versuchsserie, außer bei *Campanula barbata* und *Helianthemum alpestre*, von denen es bei Vernalisation auf Karbonatboden mehr gesunde Keimlinge gab als auf Silikat, und bei *Sesleria coerulea*, von der es hier weniger gab.

Nur *Sesleria* keimte (auf Karbonat) bei Vernalisation besser. *Campanula barbata*, *Kernera saxatilis* und *Helianthemum alpestre* wurden vor allem auf Karbonat, wenigstens durch die angewandte Art der Vernalisation, eher geschädigt als gefördert. Im allgemeinen keimten die Samen, die zuerst in der Kühle aufbewahrt worden waren, nach dem Verbringen ins Labor jedoch rascher als diejenigen, die schon von Anfang an im Labor waren.

Die Ergebnisse dieses Versuches widersprechen zum Teil denen von KINZEL (1913–1927) und von LÜDI (1933), die bei vielen Arten eine Förderung durch Frost beobachteten; sie stimmen jedoch mit den Ergebnissen von SÖYRINKI (1938/39) überein, der schreibt, daß sich bei den meisten alpinen Arten die Frostbehandlung nicht als eine notwendige Voraussetzung für die Keimung erwies. Es könnte auch sein, daß bei SÖYRINKIS wie bei den eigenen Versuchen eine gewisse Anzahl Frostnächte am Standort und die relativ lange Lagerung schon genügten, um die Keimhemmung aufzuheben.

2. Versuch: Keimung im Gewächshaus auf Silikat- und auf Karbonatboden mit oder ohne Stickstoffdüngung

Es wurde 4-mm-gesiebter Boden verwendet und mit ähnlichen Nährlösungen gegossen wie in Birmensdorf bzw. mit ionengetauschtem Wasser. Am 20. Tag nach der Aussaat der je 25 Samen pro Blumentopf (1.9.1969) zeigte sich das folgende Ergebnis:

Boden	Silikatboden					Karbonatboden				
Düngung	Keine	NH ₄	NH ₄ u. N- Serve	N- Serve	NO ₃	Keine	NH ₄	NH ₄ u. N- Serve	N- Serve	NO ₃
Art	Anzahl gesunde Keimlinge					Anzahl gesunde Keimlinge				
<i>Scabiosa lucida</i>	15	19	15	12	13	7	21	15	19	15
<i>Dryas octopetala</i>	9	11	8		14	4	9	20		15

Dieses Ergebnis läßt keine sicheren Rückschlüsse auf die Wirkung der Stickstoffdüngung oder von N-Serve zu. *Dryas octopetala* entwickelte sich noch mehrere Monate gut, wurde aber dann von den infolge der guten Wasserversorgung bald einen dichten Teppich bildenden Moosen sehr stark konkurren-

ziert, so daß Ende Juni 1970 auf jedem Substrat nur noch zwei Individuen vorhanden waren (Höhe 2 cm, 3–7 grüne Blätter/Pflanze). Von *Scabiosa lucida* gediehen mehrere Individuen bis zum Abschluß der Versuche im Juni 1970 sehr gut und erreichten je nach der Intensität der intraspezifischen Konkurrenz maximale Blattlängen bis zu 6 cm.

3. Versuch: Keimung auf dem Strelaberg auf Silikat- und auf Karbonatboden

Diese Versuche wurden zwischen Oktober 1969 und September 1970 in mit der Versuchserde gefüllten Blumentöpfen (Ø 9 cm) durchgeführt. Die Samen dazu waren im Sommer 1969 reif gesammelt worden. In jeden Blumentopf wurden im allgemeinen 25 Samen gesät; von *Gnaphalium*, *Potentilla*, *Dryas* und *Minuartia* waren es jedoch 50, von *Campanula* 100. Im Winter wurden die Blumentöpfe nicht zugedeckt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 14 zusammengestellt und zeigen, daß bei den *Nardetum*-Arten ganz allgemein auf dem Silikatboden eine größere Anzahl gesunder Keimlinge aufwuchs als auf dem Karbonatboden.

Tabelle 14 Keimung von *Nardetum*-Arten und von *Seslerietum*-Arten in Blumentöpfen am Versuchsort Strelaberg

Meßgröße	Anzahl lebende Keimlinge in % der Anzahl am 21. 10. 1969 gesäten Samen ^Δ			
Boden	Silikatboden		Karbonatboden	
Beobachtungsdatum	28.6.1970	4.9.1970	28.6.1970	4.9.1970
<i>Nardetum</i> -Arten:				
<i>Nardus stricta</i>	12	6	4	2
<i>Trifolium alpinum</i>	4	3	3	1
<i>Gnaphalium supinum</i>	7	4	2	1
<i>Sieversia montana</i>	11	8	8°	4°
<i>Potentilla aurea</i>	5	8	6°	7°
<i>Leontodon helveticus</i>	29	20	10°	5°
<i>Campanula barbata</i>	16	4	5	1
<i>Seslerietum</i> -Arten:				
<i>Sesleria coerulea</i>	8	19	6	20
<i>Anthyllis alpestris</i>	4	3	1	2
<i>Gnaphalium hoppeanum</i>	10	9	12	12
<i>Dryas octopetala</i>	23	6	18	6
<i>Minuartia verna</i>	14	10	14	12

^Δ Durchschnitte aus 4–5 Wiederholungen

° reduzierte Vitalität, Vergilbung, Chlorose

Einige Arten zeigten auf diesem Substrat Chlorose, und *Gnaphalium supinum* hatte auf ihm am 4.9.1970 nur zwei Blätter pro Pflanze entwickelt, gegenüber 6 Blättern auf Silikatboden. Bei seinem edaphischen Vikaristen, *Gnaphalium hoppeanum*, lagen die Verhältnisse übrigens ähnlich: 4–6 Blätter pro Pflanze auf Silikat, 2–4 Blätter pro Pflanze auf Karbonat. Die übrigen *Seslerietum*-Arten entwickelten sich auf Karbonatboden etwa gleich gut wie auf Silikatboden. Bei *Minuartia verna* waren jedoch auf Karbonat etwa zweimal größere Pflanzen herangewachsen als auf Silikat.

Das Ergebnis all dieser orientierenden Versuche bestätigt die eingangs erwähnten Feststellungen von KNAPP (1967), ELLENBERG (1958) und vieler weiterer Autoren, wonach der Chemismus des Substrats die Keimung nicht entscheidend beeinflußt, d. h. in unserem Fall, daß die Arten sowohl auf Silikat wie auf Karbonat keimen können. Sobald die Samenreserve jedoch verbraucht ist, wirkt sich das Substrat auf das Aufkommen vieler Arten sehr stark aus.

Wenn schon die physiologischen Vorgänge (Autökologie) der Keimung äußerst kompliziert sind (vgl. Einleitung zu diesem Kapitel), so sind es die synökologischen Bedingungen, die das Aufkommen neuer Individuen ermöglichen, noch mehr. KNAPP (1967, S. 142) stellt – sich auf die Untersuchungen von TAMM (1948) an acht Wiesen- und Waldpflanzen stützend – fest, daß bei mehrjährigen Arten «eine Erneuerungsrate, bei der im Jahresmittel mehr als 5% der Pflanzen durch jüngere ersetzt werden, ... offensichtlich eine Ausnahme» ist. Und wie schwierig es ist, die Bedingungen zu erfassen, die das Aufkommen eben dieser 5% ermöglichen, dies zeigen zum Beispiel die Untersuchungen von CAVERS und HARPER (1967), RORISON (1960), ZUBER (1968, s. u.) mit aller Deutlichkeit.

Sicher stellen in unseren wie auch in anderen Rasengesellschaften (SAGAR und HARPER 1960) vor allem die durch Abrutschen des Bodens, durch Viehtritt, Absterben von alten Pflanzen oder aus anderen Gründen vegetationsfreien Stellen das günstigste Keimbett dar. Aber auch an diesen Stellen müssen die schwachen Jungpflanzen bald in den «ungleichen Konkurrenzkampf» mit den adulten Individuen treten, da diese auch die sogenannt vegetationsfreien Stellen durchwurzeln (vgl. Abb. 4). Unter unseren alpinen Bedingungen dürfte es zudem noch so sein, daß, bevor überhaupt die Konkurrenz als der entscheidendste «Auswahlmechanismus» zu wirken beginnt, viele schwer erfaßbare, für die betreffende Art günstige Bedingungen eintreten müssen, wie zum Beispiel günstige mikrotopographische Lage für die Keimung und das Aufwachsen, günstige Witterung für das Ausreifen der Samen, für die Keimung und für das Aufwachsen. Das Zusammentreffen vieler günstiger Bedingungen ist für das Aufkommen der alpinen Pflanzen darum so ausschlaggebend, weil sie im allgemeinen langsam wachsen, also lange, nach SÖYRINKI (1938/39) mehrere Jahre, in den sensiblen Phasen des Keimlings und der Jungpflanze verbleiben. Es könnte sehr wohl sein, daß Jungpflanzen einer Art nur alle paar Jahre über-

haupt die Möglichkeit haben aufzukommen. TAMM (1948) und CAVERS und HARPER (1967) nehmen an, daß dies sogar die Regel ist.

Wie stark an alpinen Standorten die harten Umweltbedingungen das Aufkommen neuer Individuen hemmen, zeigen zum Beispiel die ausführlichen «Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands» von SÖYRINKI (1938/39). Aus den 1900–4400 Samen/m², die jährlich in einer *Dryas*-Heide reifen, entstehen nur 13–28 «jüngere» Keimlinge.

ZUBER (1968) stellte im Schweizerischen Nationalpark auf den vegetationsfreien und wenigstens für Jungpflanzen noch konkurrenzarmen Trittflächen der Stufen auf Karbonat ähnliche Verhältnisse fest. Vor Eintritt der Winterperiode waren dort durchschnittlich 50 Keimlinge/m² anzutreffen, nachher nur noch 24. Die Ursache für die Dezimierung lag vor allem daran, daß durch die Frosthebung die Wurzeln stark beschädigt wurden, ja zum Teil die Rinde vom Zentralzylinder abgeschält wurde (Einzelheiten siehe lit.cit.). Auch durch Überschüttung wurden viele Keimlinge getötet. Außerdem dürfte auf dem Karbonatboden, wenigstens für die jüngsten Keimlinge, die Gefahr des Vertrocknens recht groß sein, worauf die auf Seite 68 dargelegten Ergebnisse hinweisen.

V. Verpflanzung von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in der Natur

Am 18. September 1967 wurden insgesamt 24 Horste (Ø 1,5–3 cm) von *Nardus stricta* und 46 von *Sesleria coerulea* im Gebiet der Probeflächen «Gotschna Silikat 1» und «Karbonat 1» ausgegraben und sorgfältig vom anhaftenden Boden befreit. Die Pflanzen wurden anschließend in die beiden Probeflächen gepflanzt, und zwar jeweils in Löcher eines Durchmessers von 30 cm und einer Tiefe von 15 cm, in denen die Erde umgewühlt worden war und aus denen die Wurzeln anderer Pflanzen so gut wie möglich entfernt worden waren. Die Erde von 18 für *Sesleria* bestimmten Pflanzlöchern im *Nardetum* wurde mit rund 100 g feinem Kalziumkarbonat durchmengt, um zu prüfen, ob bei dieser Zugabe ein besseres Wachstum dieser Art einträte. Rings um die Pflanzlöcher wurde die Vegetation abgerissen, so daß die Pflanzen ohne Konkurrenz anwachsen konnten. Wie sich herausstellte, überwuchs die Vegetation die Pflanzstellen auch nach zwei Jahren nicht, so daß die gepflanzten Gräser nicht von anderen Arten beeinflußt wurden.

Wegen der beschränkten Anzahl Individuen und wegen der Beweidung, bei der immer wieder Pflanzen ausgerissen oder zertreten wurden, können die Ergebnisse dieses Versuches nicht statistisch bearbeitet werden; auch beruht die Beurteilung der Vitalität nicht auf Messungen, sondern auf einer Bonitierung qualitativer Merkmale (Vergilben, üppiges Wachstum, Blühwilligkeit usw.). Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Abbildung 10 zusammengestellt und zeigen folgendes: Außer bei *Sesleria* auf Karbonatboden trat bei allen Verpflanzungen bei vielen Individuen im ersten Jahr eine starke Verminderung der Vitalität ein.

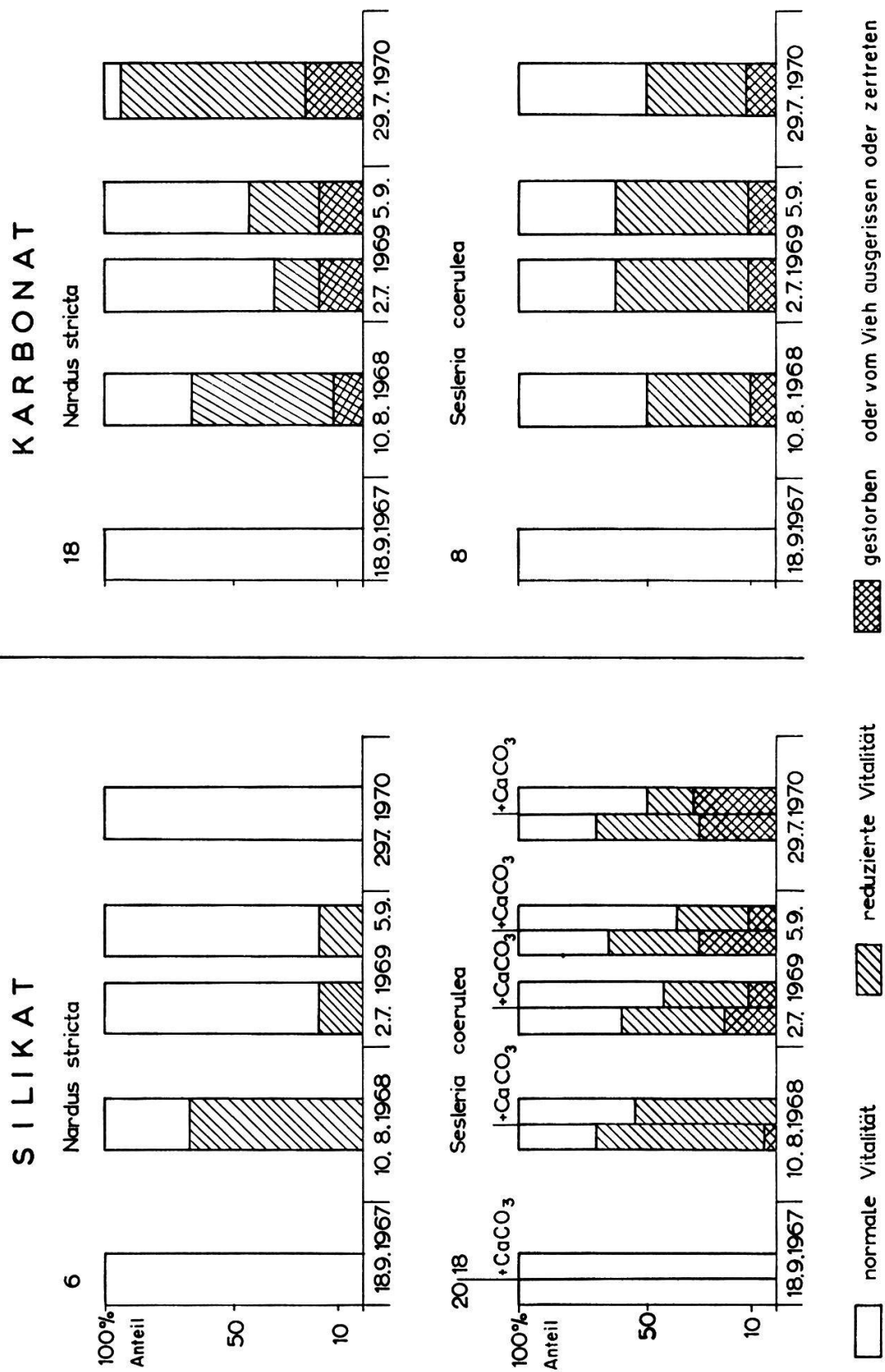


Abb. 10 Überleben und Vitalität von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in den ersten vier Jahren nach der Pflanzung (am 18.9.1967) in vegetationsfreie Pflanzlöcher in den Flächen «Gotschna Silikat 1» und «Karbonat 1»

Dies stimmt gut mit den Beobachtungen in den Töpfen auf dem Strelaberg und in Birmensdorf überein, wo auch festgestellt wurde, daß die Pflanzen wohl anwachsen, sich aber sehr lange nicht normal entwickeln. Im zweiten Jahr nach der Verpflanzung nahm die Anzahl der Individuen mit reduzierter Vitalität im allgemeinen ab. Die Anzahl gestorbener oder vom Vieh ausgerissener oder zertretener Individuen blieb relativ klein (im zweiten Jahr immer noch weniger als ein Fünftel der gepflanzten Individuen), außer bei *Sesleria* auf Silikatboden, wo sie 30% betrug. Auf dem für die betreffende Art fremden Boden war sie größer als auf dem anderen Boden. Dies und die Anteile der Individuen mit reduzierter Vitalität deuten darauf hin, daß die beiden Arten an das Substrat, auf dem sie in der Natur vorkommen, physiologisch besser angepaßt sind als an ein fremdes.

Im dritten Jahr zeigten nur noch 7% der auf Karbonat gepflanzten *Nardus* normales Wachstum; die restlichen waren mehr oder weniger stark geschädigt oder gestorben. Dieses Ergebnis ist nicht auf die Beeinflussung durch andere höhere Pflanzen zurückzuführen (Konkurrenz), sondern es liegt im physiologischen Verhalten von *Nardus* begründet. Auf Silikat wuchsen alle *Nardus* mit normaler Vitalität. Das Ergebnis bei *Sesleria* bestätigte das der vorhergehenden Jahre, wonach diese Art, wenn der Konkurrenzfaktor nicht wirkt, durchaus auf *Nardetum*-Boden gedeihen kann.

Die erhaltenen Ergebnisse stimmen gut mit den Erfahrungen von LÜDI (1957) bei der Anlage künstlicher Pflanzengesellschaften überein. Auch er stellte fest, daß sich verpflanzte Individuen, wenn sie nicht von der umgebenden Vegetation konkurrenziert werden, im allgemeinen halten können. Aber selbst Individuen von Arten, die am betreffenden Standort natürlich vorkommen, breiten sich sogar in 30 Jahren kaum aus! Jede Pflanzengemeinschaft ist in einer langen Entwicklung entstanden und in viele ökologische Nischen gegliedert. Es können nicht einfach neue Individuen oder gar andere Arten eingeführt werden.

VI. Konkurrenzversuche mit adulten Pflanzen auf Silikat- und auf Karbonatboden

Vom Sommer 1968 bis zum Herbst 1970 wurden, wie in C. V beschrieben, in Birmensdorf bei Zürich (siehe Abb. 12, S. 102) und auf dem Strelaberg oberhalb Davos (siehe Abb. 11, S. 102) Konkurrenzversuche mit *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* und mit *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida* durchgeführt. *Nardus* und *Sesleria* wurden ausgewählt, weil sie die dominanten Arten in den beiden untersuchten Pflanzengesellschaften sind und dieselbe Lebensform haben, sie sich also sicher auch in der Natur konkurrenzieren. *Sieversia* und *Scabiosa* sind in den betreffenden Gesellschaften häufige Arten; sie besitzen dieselbe Lebensform, wurzeln in derselben Bodenschicht und nehmen ganz allgemein einander entsprechende ökologische Nischen in den beiden Pflanzengesellschaften ein. Es konnte somit erwartet werden, daß sie einander in Mischkultur konkurrenzieren und wichtige Aufschlüsse geben würden.

Die folgenden Vorbemerkungen gelten für alle in dieser Arbeit durchgeführten Konkurrenzversuche wie auch für die ergänzenden Kulturversuche in F. VII. Auf dem Strelaberg war das Wachstum außerordentlich langsam, weswegen dort im Herbst 1969 keine Ergebnisse erhalten werden konnten. Dies hatte zur Folge, daß die dortigen Versuche nicht, wie erhofft, als Wiederholung derjenigen von Birmensdorf angesehen werden konnten. Deshalb und weil im Winter und wegen Insekten- und sonstigen Schädigungen viele Pflanzen starben, konnten die Ergebnisse nicht in allen Einzelheiten statistisch geprüft werden. Und ein weiteres Moment, das die statistische Untersuchung von Konkurrenzversuchen erschwert, kommt hinzu: die Tatsache, daß genotypisch wie phänotypisch bedingte Größenunterschiede zwischen den gepflanzten Individuen sich infolge der Konkurrenz im Laufe der Zeit dauernd vergrößern. Die schon zu Anfang größeren Individuen sind konkurrenzstärker und gedeihen deshalb immer besser, während die kleinen, relativ gesehen, immer kleiner werden (vgl. DELVAUX 1970). Wegen dieser Tatsache ist es auch unmöglich, die Ergebnisse der Messungen an den 8–32 Individuen in jeder Behandlung für eine statistische Untersuchung heranzuziehen.

1. Natur der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* bzw. zwischen *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida*

Wie in B.III.1 beschrieben, sind zur Aufklärung der Natur der gesellschaftlichen Beziehungen zwischen zwei Arten fünf verschiedene Kulturen nötig. Aus technischen Gründen konnten jedoch nicht alle angesetzt werden, sondern es wurden nur die Mischkultur und die Reinkultur bei derselben Dichte wie die Gesamtdichte der Mischkultur angesetzt. Somit kann bei der Konkurrenzbeziehung (im weiten Sinne), die sich beim Zusammenleben der Arten nach einer gewissen Zeit einstellte, nicht auf Grund experimenteller Ergebnisse entschieden werden, ob es sich um eine Konkurrenzbeziehung im engen Sinne, Amensalismus oder Antagonismus (vgl. S. 18), handelte. Es ist jedoch anzunehmen, daß bei den Artenpaaren *Nardus*–*Sesleria* (Abb. 13, S. 103) und *Sieversia*–*Scabiosa* (Abb. 14, S. 104) keine Beeinflussungen bestehen, durch die eine oder gar beide Arten gefördert werden (also kein Antagonismus). Auch werden durch das Zusammenleben sicher beide Arten beeinflusst (also kein Amensalismus), außer bei *Sieversia* auf Karbonatboden; es zeigte sich nämlich, daß diese Art hier aus rein physiologischen Gründen nicht wachsen kann. Somit ist anzunehmen, daß beim Zusammenleben von *Nardus* und *Sesleria* bzw. *Sieversia* und *Scabiosa* im allgemeinen eine Konkurrenzbeziehung s.str. vorliegt!

2. Konkurrenz zwischen *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea*

a. Situation in Birmensdorf im November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

In den Tabellen 15 und 16 sind die Ergebnisse der im November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn, durchgeführten Messungen zusammengestellt; in den Abbildungen 15 und 16 sind sie graphisch dargestellt. Das wichtigste Ergebnis ist, daß die Silikatpflanze *Nardus* auf Karbonatboden und daß die Karbonatpflanze *Sesleria* auf Silikatboden wachsen können und sogar Samen produzieren. Dies stimmt mit dem Ergebnis der Verpflanzungsversuche in der Natur überein. *Nardus* erreicht in Reinkultur auf Silikatboden im Durchschnitt aller Düngungstypen eine Horstfläche/Blumentopf von 81 cm²; auf Karbonat ist die Horstfläche nicht sehr viel geringer (65 cm²). Auf dem Braunerde-A₁-Boden beträgt der Wert 87 cm². Bei *Sesleria* in Reinkultur ergab sich auf Silikatboden eine Horstfläche/Blumentopf von 21 cm², auf Karbonatboden 31 cm² (Unterschied statistisch gesichert) und auf dem Braunerde-A₁-Boden 28 cm².

Viel krasser als in den Reinkulturen treten die Unterschiede zwischen den Substraten in den Mischkulturen hervor: Horstfläche/Blumentopf von *Nardus* auf Silikat 57 cm², auf Karbonat 25 cm², also weniger als halb so viel; bei *Sesleria* auf Karbonat 20 cm², auf Silikat nur 8 cm². Die Tatsache, daß die Unterschiede im Wachstum auf den verschiedenen Substraten in den Mischkulturen ausgeprägter sind als in den Reinkulturen, bedeutet, daß dem Konkurrenzfaktor eine mindestens ebenso große Bedeutung für das Wachstum der beiden Arten zukommt wie den Bodenfaktoren.

Sehr klar geht dies aus den Ersetzungsdiagrammen (replacement diagrams nach DE WIT) hervor, welche das Wachstum von zwei Sippen in Reinkultur und in Mischkultur miteinander darstellen.

In der Abszissenrichtung sind die relativen Frequenzen der beiden Sippen bei der Pflanzung oder der Saat aufgetragen, in der Ordinateurichtung das Wachstum der Sippen bei den verschiedenen relativen Frequenzen. Unter der relativen Frequenz wird verstanden das Verhältnis von Dichte der betreffenden Sippe in Mischkultur zu Dichte in Reinkultur (VAN DEN BERGH 1968). Wichtig dafür, daß Ersetzungsdiagramme wirklich ökologisch etwas aussagen, ist, daß die Arten so eng gepflanzt werden, daß sie sich tatsächlich gegenseitig beeinflussen. Jedes Besserwachsen der einen Art muß ein Schlechterwachsen der anderen bewirken und nicht nur auf einem sogenannten Dichteeffekt beruhen (vgl. B. III. 5).

In Abbildung 15 sind die Ersetzungsdiagramme der Rein- und der Mischkulturen von *Nardus* und *Sesleria* auf drei verschiedenen, ungedüngten Böden dargestellt. Das Diagramm des Wachstums auf Silikatböden zeigt, daß bei der 1:1-Mischkultur (relative Frequenzen 0,5 und 0,5) *Nardus* eine Horstfläche einnimmt, die mehr als halb so groß ist als in Reinkultur, *Sesleria* hingegen eine ein wenig kleinere. Man sieht dies auf einen Blick am Verlauf der Kurven: diejenige von *Nardus* ist nach oben konvex, diejenige von *Sesleria*, wenn auch nur

Tabelle 15 Wachstum von *Nardus stricta* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Sesleria coerulea* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT		AMMONIUM		NITRAT		\bar{x}	<i>t</i> -Test [▲]
	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf \bar{x}	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf \bar{x}	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf \bar{x}		
Reinkultur SILIKAT Mischkultur	68,8	68,8 100%	83,3 103	93,2 135%	73,7 77,2	75,5 110%	81,2	
	65,4	65,4 95%	59,5 60,8	60,2 87%	52,1 53,7 60,5 47,7	53,5 78%	57,1	
Reinkultur KARBONAT Mischkultur	61,8	61,8 90%	73,4 74,5	74,0 108%	50,9 64,6	57,8 84%	65,0	
	21,0 25,3	23,1 34%	39,4 26,3 18,7 15,8	25,0 36%	25,8 26,2	26,0 38%	24,8	
Reinkultur BRAUNERDE-A ₁ Mischkultur	92,3 82,0	87,1 127%						
	48,3 51,6	50,0 73%						

Meßgröße: Horstfläche (cm²) pro Blumentopf = Von den Horsten bedeckte Fläche pro Blumentopf. 100% = Horstfläche bei Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden

▲ Da in den Mischkulturen die Pflanzdichte von *Nardus* nur halb so groß war wie in den Reinkulturen, mußten, um einander entsprechende Werte miteinander vergleichen zu können, für den *t*-Test die Horstflächen/Blumentopf der Mischkulturen mit 2 multipliziert werden

Tabelle 16 Wachstum von *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Nardus stricta* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT		AMMONIUM		NITRAT		\bar{x}	t -Test
	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf cm ²	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf cm ²	Horstfläche/ cm ²	Blumentopf cm ²		
Reinkultur SILIKAT	20,0	20,0 83%	19,7	19,7 82%	18,4	25,6	20,9	n. s. (· 2)
	9,8	9,8 41%	9,3	8,3 35%	8,6 8,2	8,3 8,2	8,5	
Reinkultur KARBONAT	24,0	24,0 100%	35,2	38,1 153%	33,2	26,5	31,4	n. s. (· 2)
	15,3	18,9 79%	17,6 21,2	21,5 25,5	13,0	20,0	19,6	
Reinkultur BRAUNERDE-A ₁	23,6	31,7 115%						
Mischkultur	17,0	15,7 65%						

Meßgröße: Horstfläche (cm²) pro Blumentopf = Von den Horsten bedeckte Fläche pro Blumentopf. 100% = Horstfläche bei Reinkultur auf ungedüngtem Karbonatboden

sehr schwach, nach unten. Dies ist der Ausdruck dafür, daß *Nardus* die Art *Sesleria* auf dem Silikatboden verdrängt. Auf dem Braunerde-A₁-Boden sind beide Kurven kaum konvex: die beiden Arten halten einander am Zeitpunkt der Untersuchungen die Waage. Besonders interessant sind die Verhältnisse auf dem Karbonatboden: hier verdrängt *Sesleria*, die Art mit der viel geringeren Horstfläche, den überlegenen Partner *Nardus*. MONTGOMERY (1912) erhielt ähnliche Ergebnisse bei Konkurrenzversuchen mit verschiedenen Weizensorten. Nach ihm wird ein Versuchsergebnis, bei dem sich die in Reinkultur ertragschwächere Art als die konkurrenzstärkere erweist, als «MONTGOMERY effect» bezeichnet. Er tritt meist bei schlechten Standortsbedingungen ein, bei solchen also, wo die Überlegenheit der stärkeren Art sich nicht auswirken kann.

In Abbildung 16 sind die Ergebnisse der Tabellen 15 und 16 wiederum als Ersetzungsdiagramme dargestellt, jedoch sind diesmal für die Wachstumsgrößen nicht die Meßwerte, sondern Relativwerte (%) eingezeichnet. Als Bezugsbasis (100%) wurde das Wachstum in Reinkultur auf demjenigen Boden gewählt, auf dem die betreffende Art in der Natur vorkommt. Dadurch werden die Diagramme noch viel leichter zu lesen. Über jedem ist außerdem der relative Verdrängungskoeffizient (vgl. B.III.5) von *Nardus* bezüglich *Sesleria* eingetragen. Ist dieser Koeffizient > 1, so bedeutet dies, daß *Nardus* die Art *Sesleria* verdrängt, ist er < 1, so ist das Gegenteil der Fall; ist er 1, so halten die beiden Arten einander die Waage. Die Abweichungen von 1 stellt ein Maß für die Verdrängung bzw. das Verdrängtwerden dar.

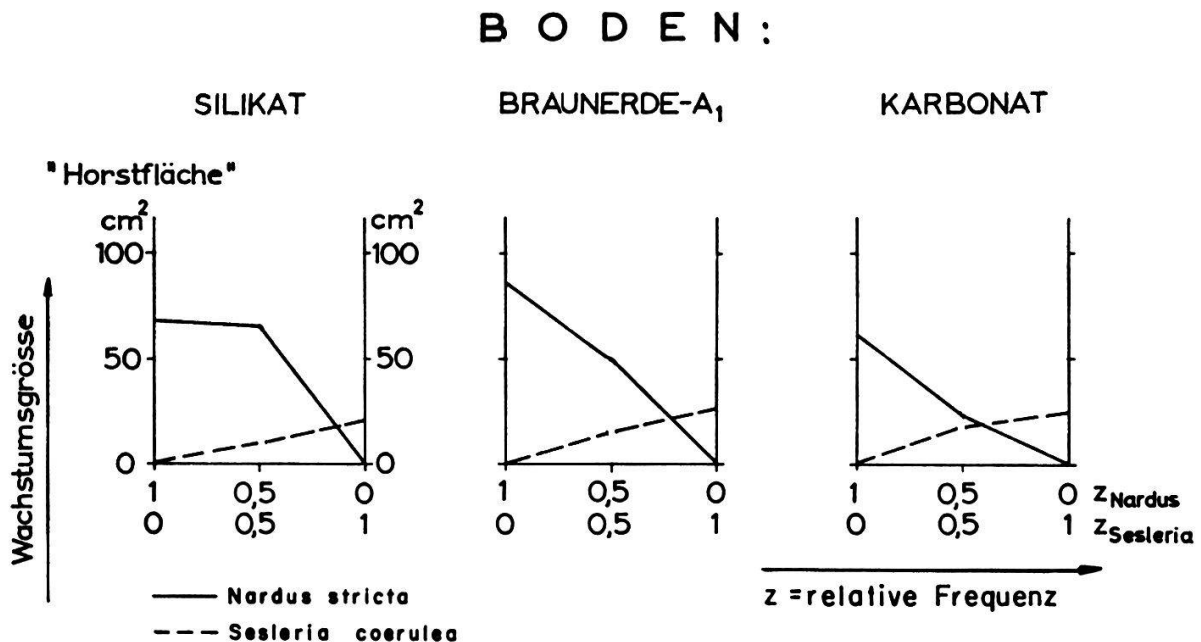
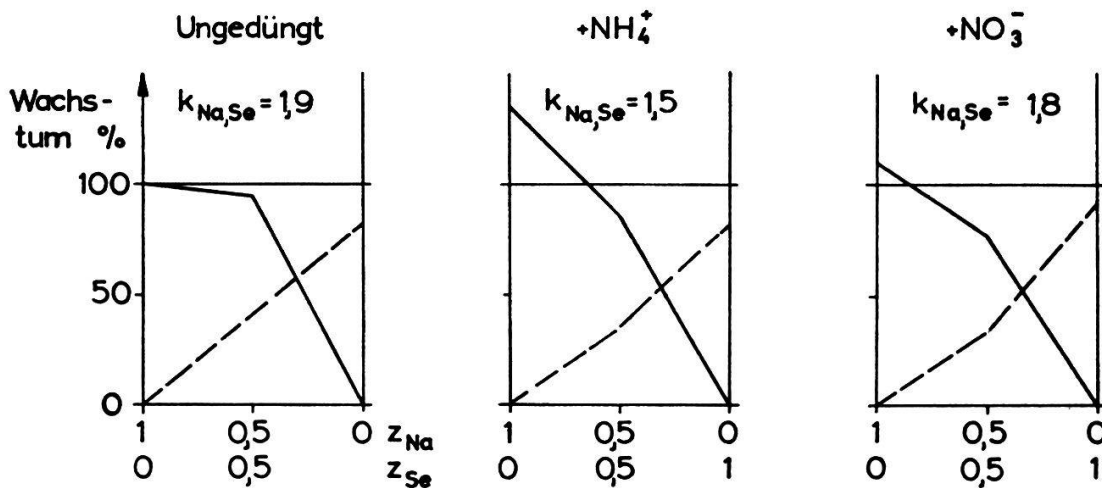
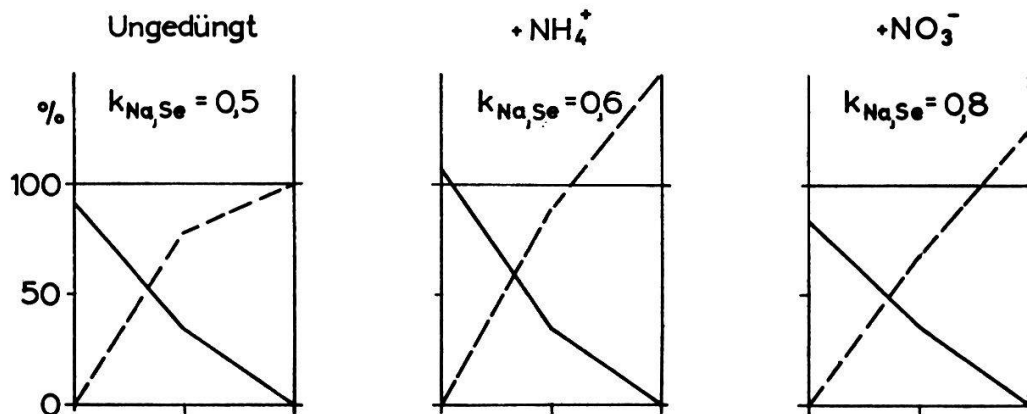


Abb. 15 Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur auf verschiedenen ungedüngten Böden, als Ersetzungsdiagramme (replacement diagrams) nach DE WIT dargestellt. Abszisse: relative Frequenz (= Pflanzdichte der Art in der betreffenden Mischung geteilt durch Pflanzdichte der Art in Reinkultur) der beiden Arten. Ordinate: Wachstumsgröße: Horstfläche = von den Horsten bedeckte Fläche pro Blumentopf. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

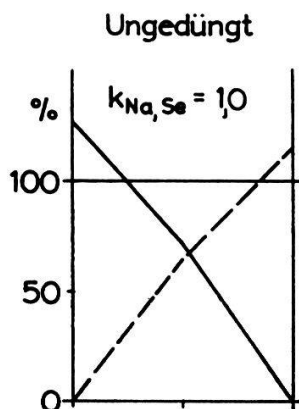
S I L I K A T B O D E N



K A R B O N A T B O D E N



BRAUNERDE-A₁-
-BODEN



— Nardus stricta (= Na)
--- Sesleria coerulea (= Se)

Abb. 16 Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Ersetzungsdiagramme wie Abb. 15. 100% bei *Nardus* = in Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden von den Horsten bedeckte Fläche pro Blumentopf. 100% bei *Sesleria* = wie bei *Nardus*, aber auf Karbonatboden. Birnensdorf, November 1969

Die Diagramme und die relativen Verdrängungskoeffizienten in Abbildung 16 zeigen, daß die Form der Stickstoffernährung die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Arten nicht wesentlich verändert. Die Stickstoffform ist somit kein Faktor, der für das Fehlen von *Nardus* bzw. *Sesleria* auf einem der Substrate verantwortlich ist. Näheres hierüber siehe in F. VIII.

Zum Vergleich mit den Ergebnissen der ergänzenden Kulturversuche mit *Carex sempervirens*, *Gentiana kochiana* und *G. clusii* (siehe F. VII) sind in Abbildung 17 die durchschnittlichen Individuengrößen von *Nardus* bzw. *Sesleria* auf verschiedenen Böden dargestellt. In dieser Abbildung sind, außer den Einflüssen des Bodens, auch die Zusammenhänge zwischen Individuengröße in Reinkultur und in Mischkultur, also zwischen interspezifischer und intraspezifischer Konkurrenz, gut ersichtlich. Wächst eine Art mit einem auf dem betreffenden Substrat schwächeren Partner zusammen, wie z. B. *Nardus* mit *Sesleria* auf Silikatboden, so können sich die Individuen viel besser entwickeln als in Reinkultur, wo wegen der stark wirkenden interspezifischen Konkurrenz die Individuen kleiner bleiben. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung, daß die phänologische Entwicklung der Pflanzen durch Konkurrenz beeinflußt wird. Am 28.6.1969 wurde zum Beispiel festgestellt, daß bei den Pflanzen in Mischkultur die Samen schon reif waren, wogegen dies in Reinkultur noch nicht der Fall war. Am 14.8.1969 waren in Reinkultur die Blattspitzen schon deutlich vergilbt, während sie in Mischkultur noch grün waren. Auf dem Braunerde-A₁-Boden entwickelten die Pflanzen in Reinkultur im allgemeinen weniger Blütenstände, und ihre Höhe (10–15 cm) war geringer als in Mischkultur, wo sie 25–30 cm betrug.

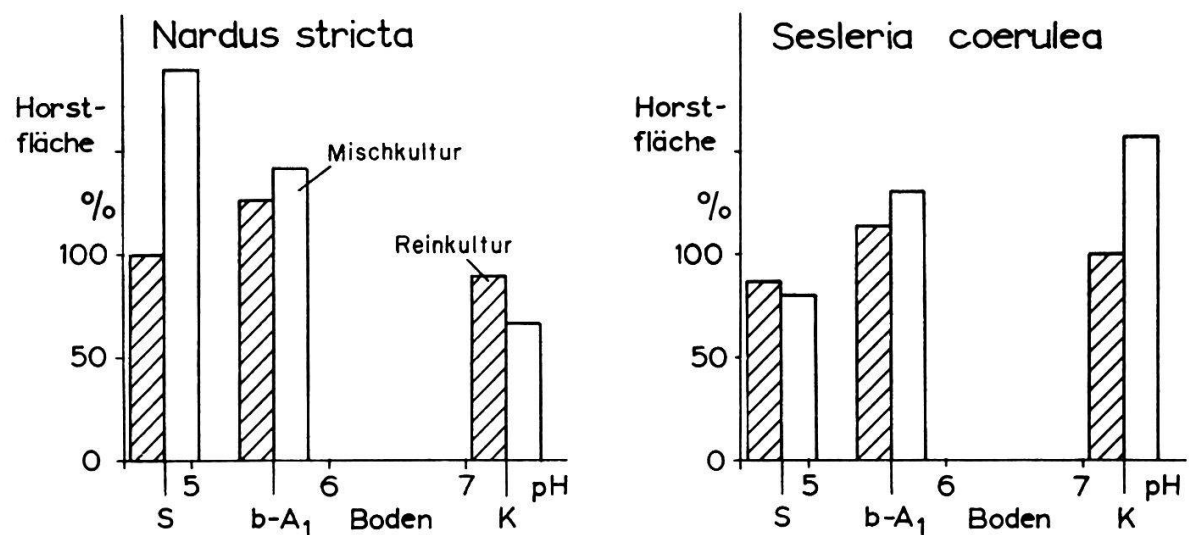


Abb. 17 Mittlere Horstfläche von *Nardus stricta* und von *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere Horstfläche auf demjenigen Boden, auf dem die betreffende Art in der Natur vorkommt. Birmensdorf, November 1969



Abb. 3 Die Physiognomie der Silikatvegetation *Nardetum* (Borstgrasweide, untere Bildfläche links) und der Karbonatvegetation *Seslerietum* (Blaugras-Treppenrasen, obere Bildfläche rechts). Probefläche Str. S5 und benachbartes Karbonat. Oktober 1970



Abb. 11
Versuchsanlage Strelaberg oberhalb Davos (2355 m).
156 Blumentöpfe. Links im Hintergrund das Schiahorn



Abb. 12
Versuchsanlage im Pflanzgarten der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf bei Zürich (555 m). 182 Blumentöpfe

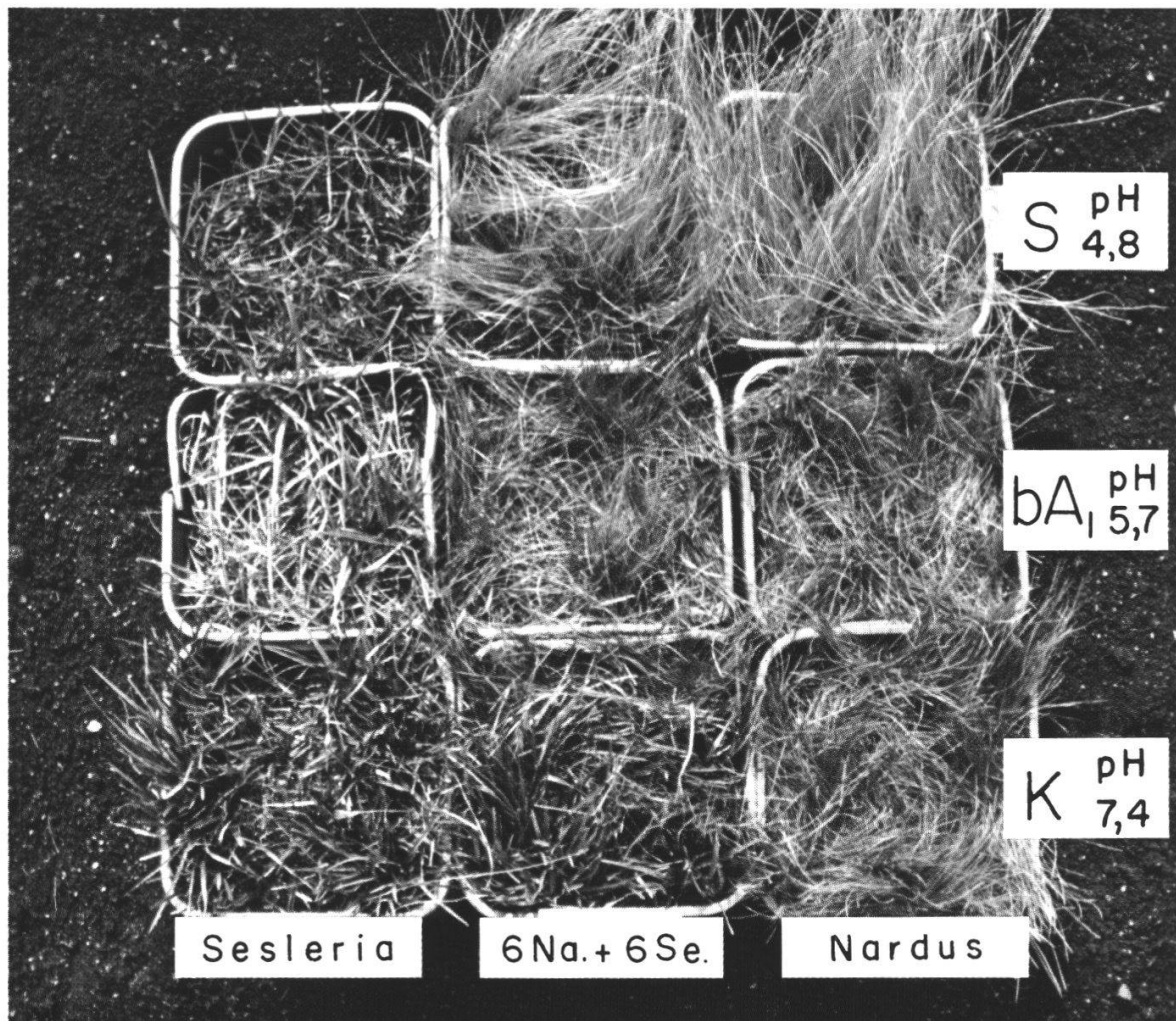


Abb. 13 Konkurrenz zwischen *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* auf ungedüngtem Silikat-, Braunerde-A₁- und Karbonatboden. Birmensdorf, Oktober 1970, also 26 Monate nach Versuchsbeginn

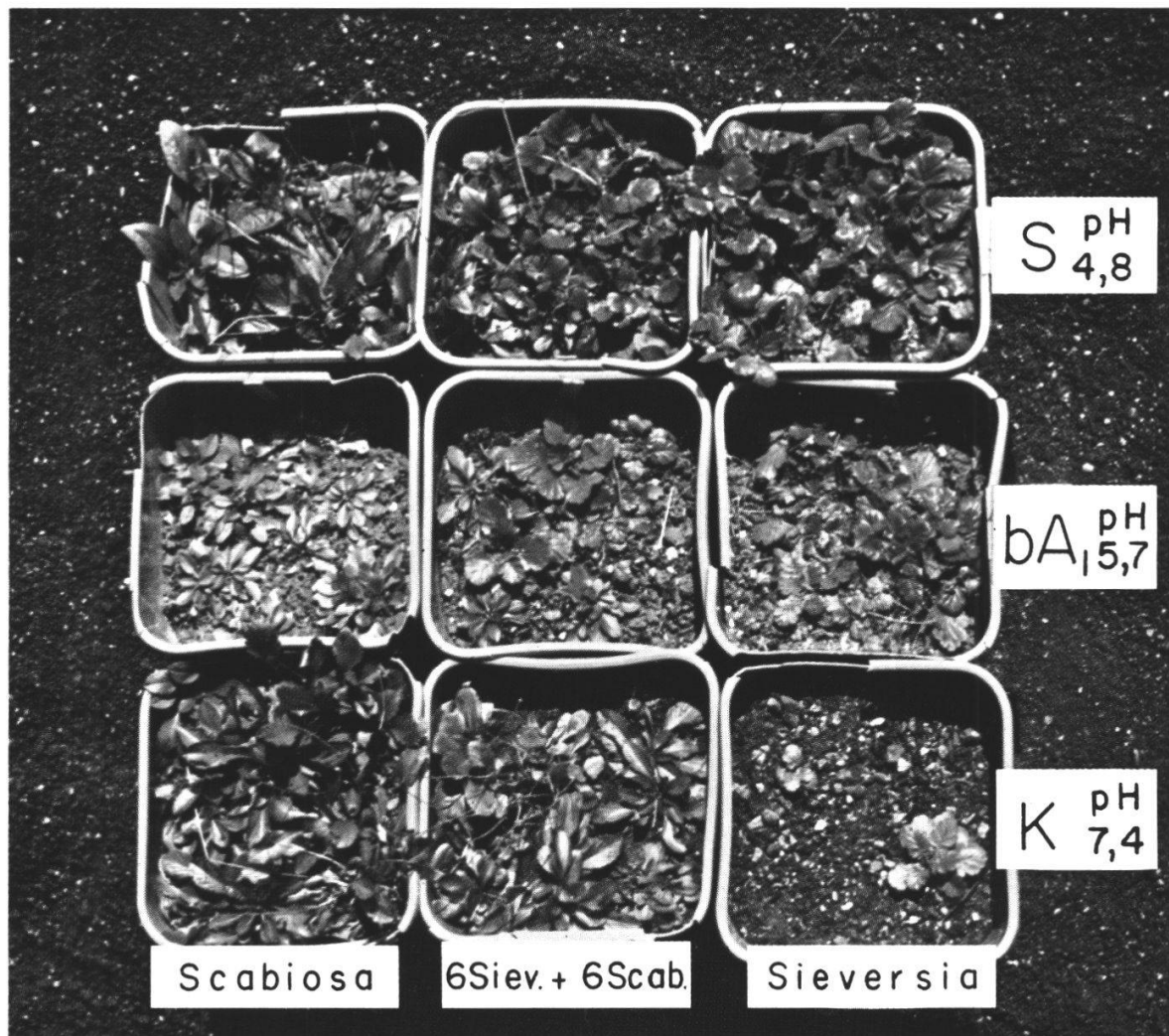


Abb. 14 Konkurrenz zwischen *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida* (Einzelheiten vgl. Abb. 13 und Text)

Auch das Wachstum von *Sesleria* auf verschiedenen Böden und in Abhängigkeit von der Konkurrenz ist in Abbildung 17 dargestellt. Es ist dem von *Nardus* entgegengesetzt.

b. Situation in Birmensdorf im September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Die 1970 erhaltenen Ergebnisse bestätigen und ergänzen die des Vorjahres gut. Die mittleren maximalen Blattlängen von *Nardus* betrugen am 19.9.1970 in Reinkultur auf dem Silikatboden 28 cm, auf dem Braunerde-A₁-Boden 15 cm und auf dem Karbonatboden 4 cm. Die Horstflächen pro Blumentopf (vgl. Tab. 17) waren etwa von derselben Größenordnung wie die im Jahre 1969, was bedeutet, daß die gesamte in einem Blumentopf zur Verfügung stehende Fläche schon in diesem Jahr von den Pflanzen eingenommen war. Die Konkurrenzierung von *Sesleria* durch *Nardus* auf dem Silikatboden ist noch ausgeprägter als im Vorjahre: der relative Verdrängungskoeffizient von *Nardus* bezüglich *Sesleria* beträgt auf dem ungedüngten Boden 4,2, auf dem mit Ammonium gedüngten 3,9 und auf dem mit Nitrat gedüngten 7,2. Auf dem Karbonatboden wird *Nardus* von *Sesleria* immer stärker konkurrenziert, was sich in den relativen Verdrängungskoeffizienten von 0,2, 0,4 bzw. 0,6 widerspiegelt. Auf dem Braunerde-A₁-Boden wird nun *Sesleria* von *Nardus* verdrängt. Im allgemeinen ist 1970 die stärkste Konkurrenzierung bei derjenigen Düngung festzustellen, wo dies auch schon 1969 der Fall war. Verschiedene Stadien der Konkurrenz zwischen *Nardus* und *Sesleria* sind in Abbildung 18 als Ersetzungsdiagramme dargestellt. Diese Diagramme und die aufgeführten relativen Verdrängungskoeffizienten zeigen deutlich, daß unter gleichbleibenden Bedingungen das Ausmaß der Verdrängung einer Art durch eine andere im Verlauf der Zeit exponentiell zunimmt. Dies war zu erwarten, da eine eingetretene Verdrängung für den folgenden Zeitabschnitt eine veränderte Ausgangslage bedeutet. Bei dieser neuen Ausgangslage ist die eine Art schon von vornherein im Vorteil, was eine noch stärkere Verdrängung der anderen zur Folge hat. Allerdings können im Konkurrenzgeschehen auch Diskontinuitäten eintreten, ja die Richtung der Konkurrenzierung kann umkehren, z. B. bei plötzlicher Veränderung der Standortbedingungen oder weil eine der Arten in einen anderen Entwicklungszustand tritt (Übergang vom Keimlingsstadium in das Jungpflanzenstadium, vgl. VAN DEN BERGH [1968], oder beim Blühbeginn). Die in Abbildung 18 angegebenen relativen Ertragstotalen (*RYT*) weichen nur wenig von 1,0 ab, was bedeutet, daß jedes Besserwachsen der einen Art einem Schlechterwachsen der anderen Art entspricht (vgl. B. III. 5).

c. Situation auf dem Strelaberg im September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Obwohl die Pflanzen auf dem Strelaberg zwei- bis viermal kleiner waren als in Birmensdorf, etwaige Unterschiede im Wachstum auf den verschiedenen Sub-

Tabelle 17. Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Nardus stricta

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}	AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}	NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}
Reinkultur SILIKAT	67	67	100%	79	74	77	77	77	77
Mischkultur	54	70	62 93%	64	76	70 105%	67 66	66 70	67 100%
Reinkultur KARBONAT	47	47	70%	40*	40*	40*	58	43	51
Mischkultur	6	6	9%	20	12	14 21%	15	22	19 28%
Reinkultur BRAUNERDE-A ₁	54	85	70 104%						
Mischkultur	65	43	54 81%						

Sesleria coerulea

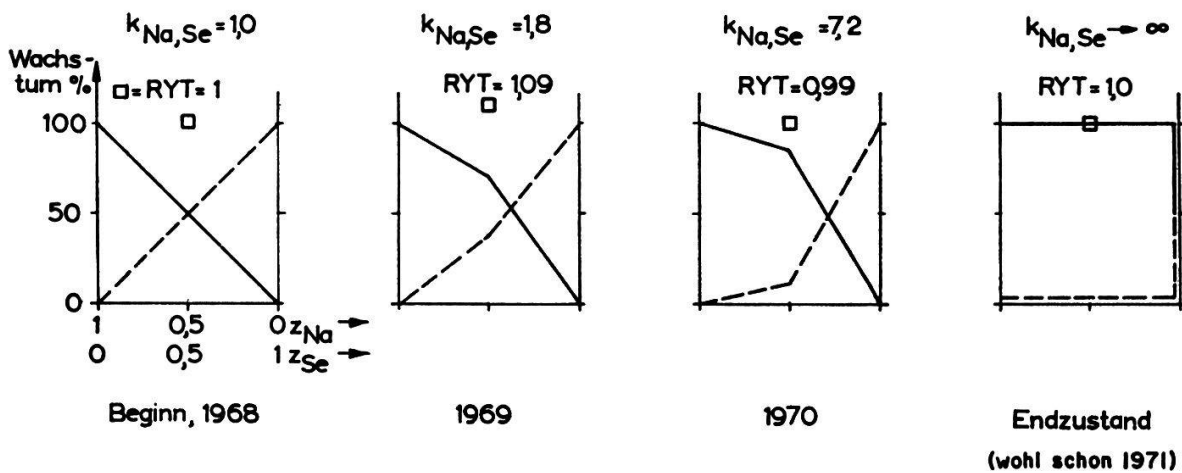
DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}	AMMONIAK Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}	NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm ²		\bar{x}
Reinkultur SILIKAT	24	24	104%	37	37	37	39	39	39
Mischkultur	7	3	5 22%	16	1	9 39%	3 5	4 7	5 22%
Reinkultur KARBONAT	23	23	100%	32	30	31	24	20	22
Mischkultur	13	13	57%	18	33	28 122%	14	13	14 61%
Reinkultur BRAUNERDE-A ₁	16*	19*	18*						
Mischkultur	1	7	4 17%						

* Zwei Individuen pro Blumentopf abgestorben

straten also viel weniger deutlich hervortreten, weisen die Ergebnisse der Tabelle 18 doch in dieselbe Richtung wie die der vorhergehenden Kapitel. *Nardus* wuchs auf dem Karbonatboden viel schlechter als auf dem Silikatboden, was übrigens schon im Herbst 1969 beobachtet worden war. Viele Horste waren am Absterben oder schon tot. *Sesleria* dagegen wuchs auf beiden Substraten etwa gleich gut. Das Wachstum beider Arten war so langsam, daß sie bis Herbst 1970 noch nicht in Konkurrenz miteinander getreten waren. Ob die bei *Nardus* relativ kleine Horstfläche/Blumentopf in Mischkultur verglichen mit der Reinkultur darauf zurückzuführen ist, daß diese Art im Frühling 1969 neu gepflanzt wurde und sich dann vielleicht doch gegen *Sesleria*, die den Winter gut überlebt hatte, durchsetzen mußte, kann nicht gesagt werden.

Auf den Einfluß der Stickstoffform auf das Wachstum wird in F.VIII eingegangen.

SILIKATBODEN, MIT NITRAT GEDÜNGT



KARBONATBODEN, MIT NITRAT GEDÜNGT

— *Nardus stricta* (= Na)
 --- *Sesleria coerulea* (= Se)

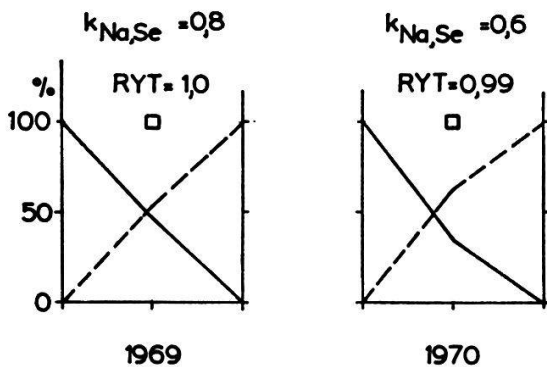


Abb. 18 Zeitliche Veränderung der Ersetzungsdiagramme der Konkurrenzversuche mit *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea*. k = relativer Verdrängungskoeffizient von *Nardus* bezüglich *Sesleria*. RYT = relative yield total. Versuche in Birmensdorf

Tabelle 18 Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf Silikat- und auf Karbonatboden bei verschiedener Stickstoffernährung. Strelaberg, September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Nardus stricta

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf cm ² \bar{x}		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf cm ² \bar{x}		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm ² \bar{x}	
Reinkultur SILIKAT	29	29	35 29	32	28 28	28
Mischkultur	12	100% 12 41%	10 12	11 38%	13 14	97% 14 48%
Reinkultur KARBONAT	9	9	4 5	5	13 13	13
Mischkultur	5	31% 5 17%	0,5 0,1	17% 0,3 1%	6 8	45% 7 24%

Sesleria coerulea

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Sprosse/ Blumentopf Anzahl \bar{x}		AMMONIUM Sprosse/ Blumentopf Anzahl \bar{x}		NITRAT Sprosse/ Blumentopf Anzahl \bar{x}	
Reinkultur SILIKAT	50	50	48 62	55	80 50	65
Mischkultur	35	72% 35 51%	20 25	80% 22 32%	30 22	94% 26 38%
Reinkultur KARBONAT	69	69	16 6	11	64 59	62
Mischkultur	33	100% 33 48%	37 26	16% 31 45%	26 39	90% 32 46%

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Ergebnisse der Konkurrenzversuche mit *Nardus* und *Sesleria* mit den Ergebnissen der Keimversuche, der Verpflanzungsversuche und vor allem mit dem Verhalten der beiden Arten in der Natur sehr gut übereinstimmt. Die Ursachen für das Fehlen von *Nardus* auf dem *Seslerietum*-Standort liegen vor allem in den abiotischen Standortbedingungen dieses Standortes; die Ursachen für das Fehlen von *Sesleria* auf dem

Nardetum-Standort liegen vor allem in der Konkurrenz, also in den biotischen Gegebenheiten des Standortes.

Der Mechanismus der Konkurrenz zwischen *Nardus* und *Sesleria* wurde nicht näher untersucht. Es dürfte sich dabei aber vor allem um Konkurrenz um die Nährstoffe und das Wasser im Boden handeln, in den Endstadien der Verdrängung auch um das Licht.

3. Konkurrenz zwischen *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida*

a. Situation in Birmensdorf im November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

In den Tabellen 19 und 20 sind die Ergebnisse der Messungen vom November 1969 zusammengestellt, in der Abbildung 20 sind sie graphisch dargestellt. Das wichtigste Ergebnis ist, daß die Silikatpflanze *Sieversia montana* auf dem Karbonatboden nicht wachsen kann. Auf diesem wird sie, gleichgültig welche Stickstoffform ihr geboten wird und unabhängig von den Konkurrenzbedingungen, chlorotisch und stirbt ab (vgl. Abb. 19). Es besteht kein statistisch gesicherter Unterschied zwischen dem Wachstum in Reinkultur und dem in Mischkultur. Schon im «physiologischen Verhalten» zeigt sich also, daß *Sieversia* auf Karbonatboden nicht wachsen kann.

Das für die Karbonatpflanze *Scabiosa lucida* erhaltene Ergebnis ist sehr bemerkenswert. Diese Art gedeiht auf allen drei untersuchten Substraten gut. Auf dem Silikatboden, auf dem sie in der Natur praktisch nie vorkommt, gedieh sie in Reinkultur sogar besser als auf dem Karbonatboden, denn dort deckten ihre Rosetten eine Fläche von durchschnittlich 516 cm²/Blumentopf, auf dem Karbonatboden hingegen nur 441 cm². Statistisch gesehen, bestehen zwischen dem Wachstum auf Silikat und dem auf Karbonat bei den Reinkulturen keine gesicherten Unterschiede, wohl aber bei den Mischkulturen. Auf allen drei Substraten blühte *Scabiosa* sowohl 1969 wie 1970 reichlich und bildete Samen, die keimten und aus denen kräftige Pflänzchen heranwuchsen. Für das Fehlen

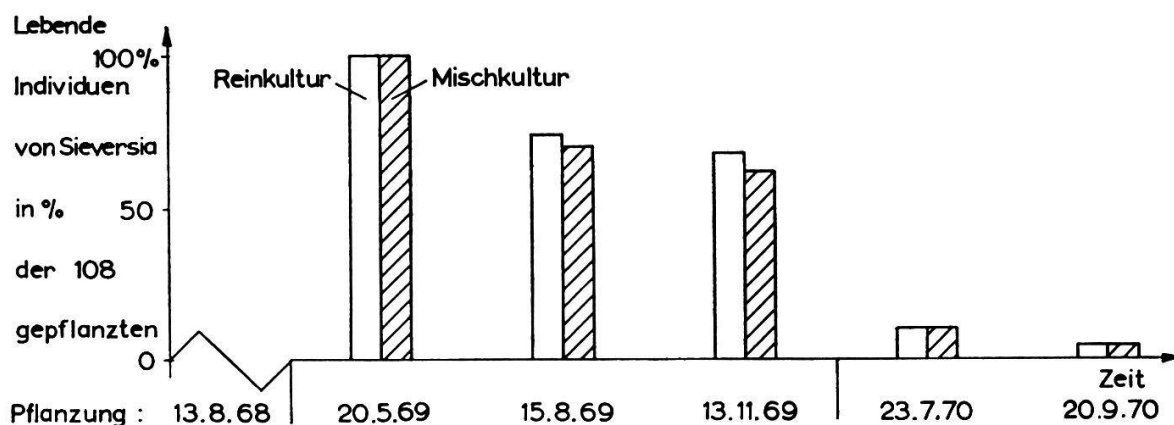


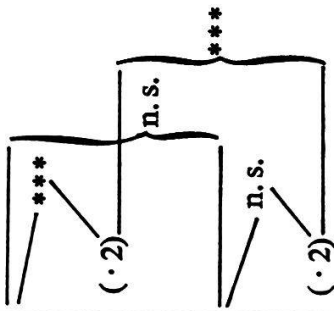
Abb. 19 Absterben von *Sieversia montana* auf Karbonatboden in Birmensdorf

Tabelle 19 Wachstum von *Sieversia montana* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Scabiosa lucida* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

DÜNGUNG	UNGEDÜNGT Rosettenanzahl/ Blumentopf		AMMONIUM Rosettenanzahl/ Blumentopf		NITRAT Rosettenanzahl/ Blumentopf		\bar{x}	t -Test
BODEN		\bar{x}		\bar{x}		\bar{x}		
Reinkultur SILIKAT Mischkultur	25	25 100%	31 27	29 116%	24 27	25,5 102%	26,8	n. s. (· 2)
	14	14 56%	16 16	16 64%	17 14 12 11	13,5 54%	14,3	
Reinkultur KARBONAT Mischkultur	11	11 44%	9	9 36%	10 11	10,5 42%	10,3	n. s. (· 2)
	6	5 22%	5 4	4,5 18%	5 5	5 20%	5,0	
Reinkultur ^Δ	7	9	Δ nur 8 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt					
BRAUNERDE-A ₁ Mischkultur ^Δ	6	8	▲ nur 4 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt					

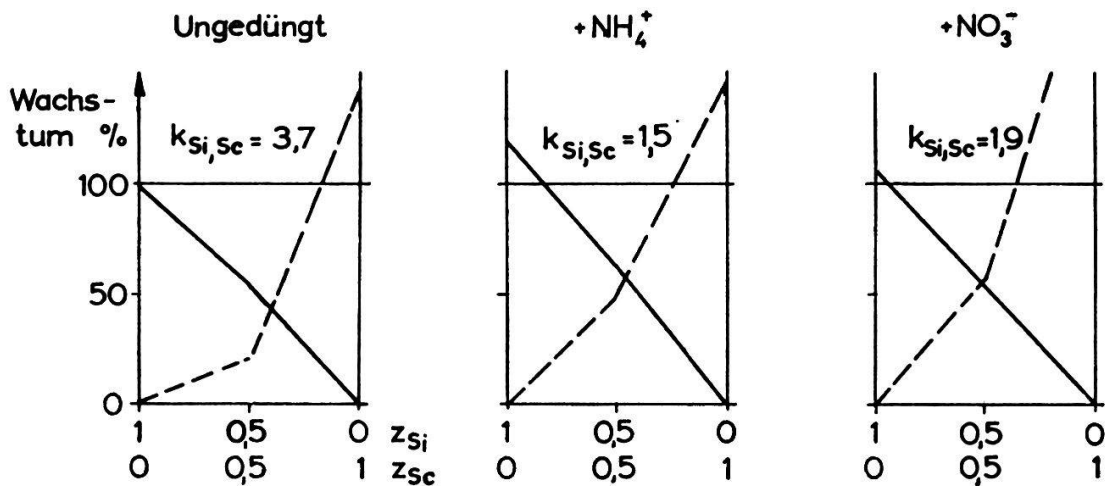
Meßgröße: mittlere Rosettenanzahl pro Blumentopf. 100% = Rosettenanzahl pro Blumentopf bei Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden

Tabelle 20 Wachstum von *Scabiosa lucida* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Sieversia montana* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birnensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

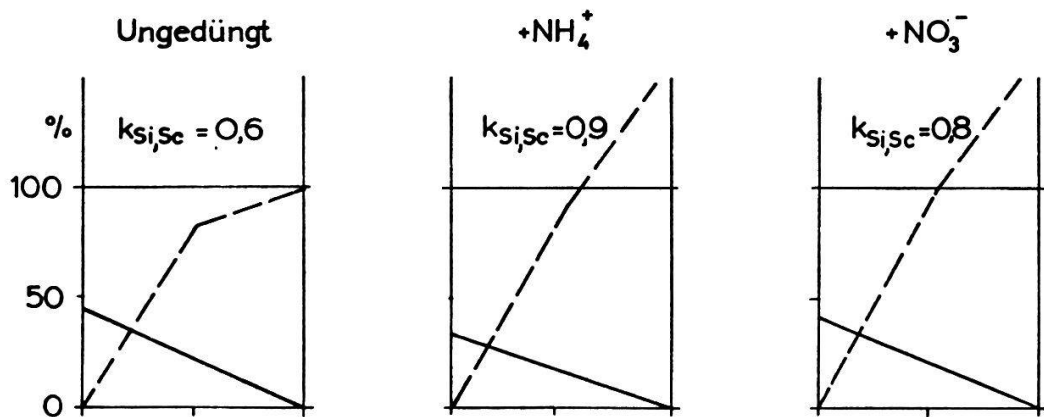
DÜNGUNG	UNGEDÜNGT		AMMONIUM		NITRAT		\bar{x}	t-Test
BODEN	cm ²	Bedeckte Fläche/ Blumentopf	\bar{x}	cm ²	Bedeckte Fläche/ Blumentopf	\bar{x}		
Reinkultur SILIKAT Mischkultur	420,9	420,9 142%	408,1 460,5 434,3 147%	548,0 745,3 646,7 218%	516,6			
	63,3	63,3 21%	144,7 155,4 150,0 51%	215,8 176,6 171,3 58%	146,2			
Reinkultur KARBONAT Mischkultur	296,1	296,1 100%	475,3 468,5 471,9 159%	494,1 473,7 483,9 163%	441,5			
	241,0 241,1	241,1 81%	306,4 232,2 269,3 91%	308,6 257,7 283,2 96%	264,5			
Reinkultur ^Δ	284,2 258,2	271,2 92%	Δ nur 8 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt					
BRAUNERDE-A ₁ Mischkultur ^Δ	88,7 89,4	89,0 30%	▲ nur 4 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt					

Meßgröße: von den Rosettenblättern vollständig bedeckte Fläche pro Blumentopf (berechnet aus dem Radius des vollständig bedeckten Kreises).
100% = bedeckte Fläche pro Blumentopf bei Reinkultur auf ungedüngtem Karbonatboden

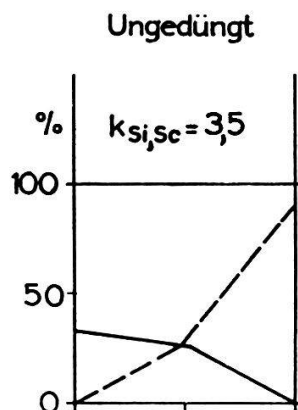
S I L I K A T B O D E N



K A R B O N A T B O D E N



BRAUNERDE-A₁-
-BODEN



— *Sieversia montana* (=Si)
--- *Scabiosa lucida* (=Sc)

Abb. 20 Wachstum von *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen Böden und bei verschiedener Stickstoffernährung. Ersetzungsdiagramme wie Abb. 15. 100% bei *Sieversia* = mittlere Rosettenzahl pro Blumentopf in Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden. 100% bei *Scabiosa* = in Reinkultur auf ungedüngtem Karbonatboden von den Rosetten bedeckte Fläche pro Blumentopf. Birmensdorf, November 1969

dieser Art auf dem Silikatboden muß (wenigstens nach diesen Ergebnissen zu schließen) vor allem der Konkurrenzfaktor verantwortlich sein. Dies geht aus dem Vergleich der durchschnittlichen bedeckten Flächen der Reinkulturen mit denen der Mischkulturen hervor (letzte Spalte in Tab. 20). Auf dem Silikatboden wird *Scabiosa* von *Sieversia* so stark verdrängt, daß sie in Mischkultur nur noch eine Rosettenfläche von 146 cm²/Blumentopf einnimmt, also etwa 30% der Rosettenfläche in Reinkultur (Unterschied statistisch gesichert). Ähnlich liegen die Verhältnisse auf dem Braunerde-A₁-Boden. Auf dem Karbonatboden hingegen setzt ihr *Sieversia* keinen Widerstand entgegen, weswegen sich *Scabiosa* ungehemmt ausbreitet, und schon 13 Monate nach der Pflanzung nehmen die sechs in den Mischkulturtöpfen gepflanzten Individuen durchschnittlich eine Rosettenfläche von 264 cm² ein, also zwei Drittel der Fläche, die die 12 Individuen der Reinkultur einnehmen. Hier bestehen keine statistisch gesicherten Unterschiede zwischen dem Wachstum in Reinkultur und dem in Mischkultur.

All dies geht auch sehr klar aus den Ersetzungsdiagrammen und den relativen Verdrängungskoeffizienten von *Sieversia* bezüglich *Scabiosa* hervor (Abb. 20). Auch bei diesen Versuchen erwies sich die Form der Stickstoffernährung nicht als ein Faktor, der für das Fehlen einer der beiden Arten auf Silikat oder Karbonat verantwortlich ist. Näheres darüber siehe in F. VIII.

In den Abbildungen 21 und 22 sind die Ergebnisse der Konkurrenzversuche mit *Sieversia* und *Scabiosa* in der gleichen Weise dargestellt wie die der ergänzenden Kulturversuche mit einigen adulten Pflanzen in F. VII. Wie schon er-

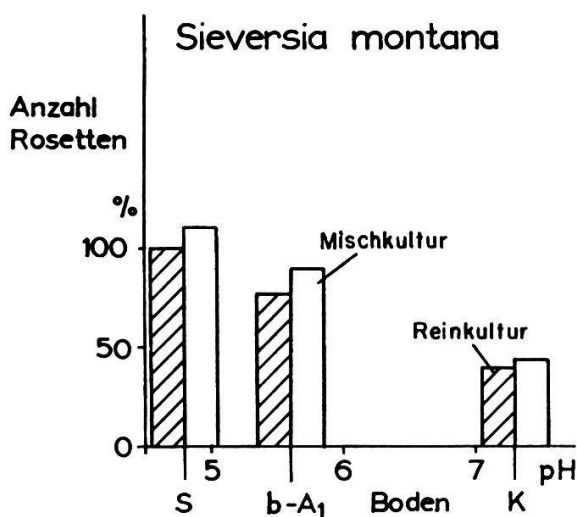


Abb. 21 Mittlere Anzahl Rosetten pro Individuum von *Sieversia montana* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Scabiosa lucida* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere Rosettenanzahl in Reinkultur auf Silikatboden. Birmensdorf, November 1969

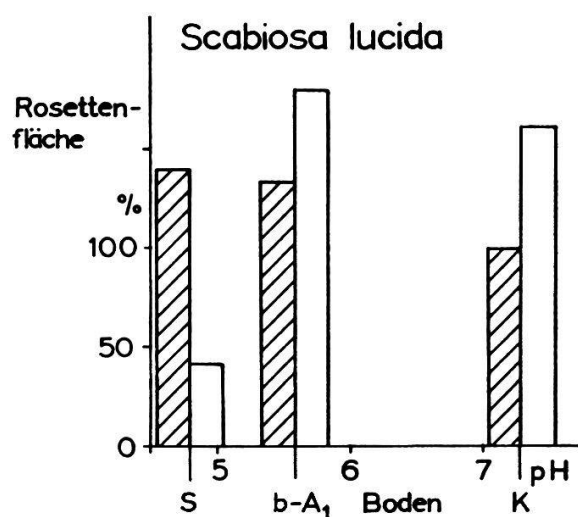


Abb. 22 Von einer Rosette von *Scabiosa lucida* vollständig bedeckte Fläche (= Rosettenfläche) in Reinkultur und in Mischkultur mit *Sieversia montana* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = Rosettenfläche in Reinkultur auf Karbonatboden. Birmensdorf, November 1969

Tabelle 21 Wachstum von *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf Silikat- und auf Karbonatboden bei verschiedener Stickstoffernährung. Strelaberg, September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Sieversia montana

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf		AMMONIUM Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf		NITRAT Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf	
	Anzahl	\bar{x}	Anzahl	\bar{x}	Anzahl	\bar{x}
Reinkultur SILIKAT	56	56	54 57	56	67 61	64
Mischkultur	33 35	100% 34 61%	27 20	100% 24 43%	45 43 43	114% 44 79%
Reinkultur KARBONAT	24	24	7 9 8	8	12 21	17
Mischkultur	21 24	43% 23 41%	11 4 9	14% 8 14%	29 21	30% 25 45%

Scabiosa lucida

DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf		AMMONIUM Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf		NITRAT Blätter ≥ 3 cm/ Blumentopf	
	Anzahl	\bar{x}	Anzahl	\bar{x}	Anzahl	\bar{x}
Reinkultur SILIKAT	21	21	2 2	2	12 35	24
Mischkultur	20 (5)	57% 20 54%	0 0	5% 0 0%	27 30 24	65% 27 73%
Reinkultur KARBONAT	37	37	2 0 17	6	41 39	40
Mischkultur	20 17	100% 19 51%	0 4 0	16% 1 3%	27 22	108% 25 68%

wähnt, beruht bei *Sieversia* die Abnahme der Anzahl Rosetten vom Silikat- zum Karbonatboden auf dem (physiologischen) Unvermögen dieser Art, auf Karbonat zu wachsen, also nicht auf Konkurrenz. Deshalb besteht auch zwischen dem Wachstum in Reinkultur und demjenigen in Mischkultur kein wesentlicher Unterschied.

Besonders hervorzuheben ist bei *Scabiosa* der starke Größenunterschied zwischen den Pflanzen in Reinkultur und denen in Mischkultur auf Silikatboden. Dieser Unterschied rührt allein von der Konkurrenz her.

b. Situation in Birmensdorf im September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Viele Individuen von *Scabiosa* starben im Verlauf des Winters 1969/70, und auf dem Karbonatboden starb *Sieversia* fast vollständig aus, so daß im Herbst in jedem Blumentopf Lücken waren. Deswegen konnten keine Messungen, die für die Analyse der Konkurrenz brauchbar gewesen wären, durchgeführt werden. Die folgenden Beobachtungen bestätigen und ergänzen die eindeutigen Ergebnisse von 1969 jedoch in jeder Hinsicht. Auf dem Karbonatboden starben außer fünf alle Individuen von *Sieversia* infolge von Chlorose ab. *Scabiosa* blühte auch in diesem Jahr sowohl auf dem Karbonatboden wie auch auf dem Silikatboden sehr schön. In den Mischkulturen auf dem Silikatboden hielt sich diese Art auffallend gut, jedoch wurde sie von *Sieversia* stärker verdrängt als im vorhergehenden Jahr.

c. Situation auf dem Strelaberg im September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

Die Ergebnisse dieser Versuche (Tab. 21) bestätigen jene von Birmensdorf sehr gut. *Sieversia* ist auf dem Karbonatboden etwa halb so groß wie auf dem Silikatboden und zeigt dort deutliche Chlorosesymptome bei 70% der gepflanzten Individuen. Sie kann sich auf dem Karbonatboden auf die Dauer also nicht halten. *Scabiosa* gedeiht auf dem Silikatboden fast gleich gut wie auf dem Karbonatboden und auf beiden Substraten waren einige Individuen mit Blütenknospen vorhanden. Konkurrenz zwischen den beiden Arten ist nicht eingetreten. Das relativ gute Wachstum von *Sieversia* in Mischkultur auf dem Silikatboden ist auf die schwächere interspezifische Konkurrenz in dieser Kultur, verglichen mit der Reinkultur, zurückzuführen.

Auf den Einfluß der Stickstoffform auf das Wachstum wird in F.VIII eingegangen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Ergebnisse der Konkurrenzversuche mit *Sieversia* und *Scabiosa* mit den Ergebnissen der Keimversuche und vor allem mit dem Verhalten der beiden Arten in der Natur sehr gut übereinstimmen. Die Ursachen für das Fehlen von *Sieversia* auf dem *Seslerietum*-Standort liegen in den Bodenbedingungen. Die Ursachen für das Fehlen von *Scabiosa* auf dem *Nardetum*-Standort liegen vor allem in der Konkurrenz, also in den biotischen Gegebenheiten des Standorts. Auffallend ist, daß dieses Ergebnis dem mit *Nardus* und *Sesleria* erhaltenen entspricht.

VII. Ergänzende Kulturversuche mit adulten Pflanzen auf Silikat- und auf Karbonatboden

1. Wachstum von *Carex sempervirens* auf Silikat- und auf Karbonatboden

Carex sempervirens ist im Untersuchungsgebiet sowohl im *Nardetum* wie im *Seslerietum* eine wichtige Art, muß also als bodenvag angesehen werden. Das Ziel der Versuche mit dieser Art war zu prüfen, ob sich die Silikatsippe von der Karbonatsippe unterscheidet. Schon beim Ausgraben fielen einige Unterschiede auf, von denen aber nicht gesagt werden kann, ob sie genetisch fixiert sind oder ob es sich dabei um Modifikationen handelt:

	Silikatboden	Karbonatboden
Blattfarbe	hellgrün	dunkelgrün
Blattlänge	relativ kurz	relativ lang
Blattscheiden	schwach entwickelt	stark entwickelt
Farbe der Wurzeln	rötlich	dunkelbraun

a. Wachstum in Birmensdorf

Die Ergebnisse der Messungen in Birmensdorf im Herbst 1969 sind in Tabelle 22 zusammengestellt. Die Silikatsippe von *Carex sempervirens* gedieh auf dem Silikatboden, gleichgültig bei welcher Düngung, besser als auf dem Karbonatboden. Bei der Karbonatsippe zeigten sich keine eindeutigen Unterschiede im Wachstum auf den verschiedenen Substraten. Ganz allgemein war das Wachstum aber auf allen Substraten schwächer als das der Silikatsippe.

Tabelle 22 Wachstum der Silikatsippe und der Karbonatsippe von *Carex sempervirens* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

SIPPE	DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf cm ²	AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf cm ²	NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm ²
<i>Carex sempervirens</i> von Silikat	SILIKAT KARBONAT BRAUNERDE-A ₁	49 100% 23 47% 41 84%	45 92% 31 63%	59 120% 25 51%
<i>Carex sempervirens</i> von Karbonat	SILIKAT KARBONAT BRAUNERDE-A ₁	23 115% 20 100% 28 140%	17 85% 25 125%	23 115% 18 90%

Bei den Messungen von 1970 zeigte sich dies noch viel deutlicher (vgl. Tab. 23). Außerdem zeigten diese Messungen, daß auf Silikatboden das Wachstum der Silikatsippe fast doppelt so gut war wie auf dem Karbonatboden; das Wachstum auf dem Braunerde-A₁-Boden war etwa anderthalbmal so gut. Das Wachstum der Karbonatsippe auf den verschiedenen Substraten war uneinheitlich. Am besten war jenes auf dem Braunerde-A₁-Boden und auf mit Nitrat gedüngtem Silikatboden.

Im Frühling 1969 wurden auf mit Nitrat gedüngtem Silikatboden Konkurrenzversuche mit den beiden Sippen von *Carex sempervirens* angesetzt. Das Ergebnis war sehr deutlich, indem der relative Verdrängungskoeffizient der Silikatsippe bezüglich der Karbonatsippe im Herbst 1970 den Wert 4,7 aufwies. Die langsam wachsende Karbonatsippe wurde also von der rascher wachsenden Silikatsippe sehr stark verdrängt, und zwar obwohl mit Nitrat gedüngt wurde, also der Stickstoffform, an die die Karbonatsippe theoretisch besser angepaßt sein sollte als die Silikatsippe. Auf Einzelheiten des Einflusses der Stickstoffform auf das Wachstum wird in F. VIII eingegangen.

Tabelle 23 Wachstum der Silikatsippe und der Karbonatsippe von *Carex sempervirens* auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Birmensdorf, September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

SIPPE	DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf	
		cm ²	\bar{x}	cm ²	\bar{x}	cm ²	\bar{x}
<i>Carex sempervirens</i> von Silikat	SILIKAT	94 86	90 100%	90 99	95 106%	105 89	97 108%
	KARBONAT	51 50	51 57%	45 25	35 39%	53 64	59 66%
	BRAUNERDE-A ₁	86 78	82 91%				
<i>Carex sempervirens</i> von Karbonat	SILIKAT	39 31	35 88%	35 24	30 75%	36 50	43 107%
	KARBONAT	38 42	40 100%	14 5	10 25%	32 34	33 83%
	BRAUNERDE-A ₁	50 40	45 112%				

b. Wachstum auf dem Strelaberg

Die in Tabelle 24 zusammengestellten Ergebnisse zeigen, wie die Versuche in Birmensdorf, daß beide Sippen von *Carex sempervirens* auf beiden Böden gut gedeihen. Bei der Karbonatsippe ist die Horstfläche/Blumentopf auf beiden

Substraten und bei allen drei Formen der Stickstoffernährung etwa gleich groß. Die Silikatsippe hingegen zeigte auf dem Karbonatboden ein deutlich schlechteres Wachstum als auf dem Silikatboden. Trotzdem erreichte sie auf beiden Böden und bei allen Formen der Stickstoffernährung größere Horstflächen als die Karbonatsippe, und dies obwohl die gepflanzten Individuen im allgemeinen kleiner waren.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß es sich bei der Silikatsippe und der Karbonatsippe von *Carex sempervirens* wohl um edaphische Ökotypen handelt, also um Sippen mit genetisch fixiertem verschiedenem Verhalten bezüglich der Bodeneigenschaften. Das bessere Wachstum der Silikatsippe auf Karbonatboden im Vergleich zur Karbonatsippe spricht gegen den Einwand, daß die Wachstumsunterschiede einzig auf Anpassungsschwierigkeiten infolge der Verpflanzung auf ein fremdes Substrat zurückzuführen seien. Im übrigen könnten das relativ schwache Wachstum der Karbonatsippe und die relativ starke Entwicklung der Blattscheiden xeromorphe Anpassungen an den im Vergleich zum Silikatstandort trockeneren Karbonatstandort darstellen.

Tabelle 24 Wachstum der Silikatsippe und der Karbonatsippe von *Carex sempervirens* auf Silikat- und auf Karbonatboden bei verschiedener Stickstoffernährung. Strelaberg, September 1970, also 25 Monate nach Versuchsbeginn

SIPPE	DÜNGUNG BODEN	UNGEDÜNGT		AMMONIUM		NITRAT	
		Horstfläche/ Blumentopf		Horstfläche/ Blumentopf		Horstfläche/ Blumentopf	
		cm ²	\bar{x}	cm ²	\bar{x}	cm ²	\bar{x}
<i>Carex sempervirens</i> von Silikat	SILIKAT	11 12	12	7 8	8	18 17	18
	KARBONAT	7 8	8 100% 67%	5 6 8	6 67% 50%	8 8	8 150% 67%
<i>Carex sempervirens</i> von Karbonat	SILIKAT	5 6	6	6 5	6	8 7 6	7
	KARBONAT	7 7	7 86% 100%	4 5 7	5 86% 71%	6 6	6 100% 86%

Sehr bemerkenswert am Ergebnis der Kulturversuche mit den beiden Sippen von *Carex sempervirens* ist, daß diese beiden Sippen sich bezüglich Silikat und Karbonat ähnlich verhalten wie die anderen Arten, mit denen Konkurrenzversuche durchgeführt wurden: die Karbonatpflanze gedieh auf Karbonat etwa gleich gut wie auf Silikat, wogegen die Silikatpflanze auf Karbonat viel schlechter gedieh als auf Silikat.

2. Wachstum von *Gentiana kochiana* und *G. clusii* auf Silikat- und auf Karbonatboden

Diese beiden Arten sind wohl die bekanntesten edaphischen Vikaristen der alpinen Vegetation. *Gentiana kochiana* kommt meist auf sauren Böden vor, gilt aber nicht als streng kalkmeidend (LANDOLT 1964), die nahverwandte *Gentiana clusii* wird hingegen als sehr guter Kalkzeiger betrachtet (lit. cit.).

Das erste bemerkenswerte Ergebnis der Kulturversuche in Birmensdorf war die Verschiedenheit des Vertrocknens der beiden Arten während einer Trockenperiode im Juli und August 1969. Von *G. kochiana* vertrockneten auf dem Silikatboden 10% und auf dem Karbonatboden 30% der gepflanzten Individuen. Von *G. clusii* waren es viel weniger, nämlich auf beiden Substraten etwa 5%. Dies konnte erwartet werden, da *G. clusii* härtere und steifere, also xeromorphe Blätter hat. Auf dem Braunerde-A₁-Boden traten keine Trockenschäden ein, da dort das Wachstum so gut gewesen war, daß die Wurzeln in diejenige Tiefe eingedrungen waren, wo offenbar noch genügend pflanzenverwertbares Wasser vorhanden war.

Die mittlere maximale Blattlänge der beiden Arten Ende November 1969 in Birmensdorf ist in Abbildung 23 dargestellt. Auffallend ist das soeben erwähnte gute Wachstum auf dem Braunerde-A₁-Boden von Marthalen. *G. kochiana* gedieh auf dem Karbonatboden sehr schlecht, was eigentlich nicht erwartet wurde, da diese Art in der Natur selbst auf Böden bis gegen pH 6,0 vorkommt. Daß *G. clusii* bis zum Herbst 1969 auf Silikatboden, auf dem sie in der Natur nie vorkommt, ebensogut gedieh wie auf dem Karbonatboden, ist erstaunlich.

Die Ergebnisse, die 1970 in Birmensdorf erhalten wurden, bestätigen jene des Vorjahres. *G. kochiana* war auf dem Braunerde-A₁-Boden etwa anderthalbmal so groß wie auf dem Silikatboden; auf dem Karbonatboden starben alle Pflanzen ab, nachdem sie ganz gelb geworden waren (Chlorose). *G. clusii* war auf dem Silikatboden nur wenig kleiner als auf dem Karbonatboden und blühte dort auf, zeigte aber gegen den Herbst hin eine deutlich hellere Grünfärbung der Blätter. Auch auf dem karbonatfreien Braunerde-A₁-Boden blühte die Art und hatte 5mal größere Individuen entwickelt als auf dem Karbonatboden.

Auf dem Strelaberg gediehen beide Sippen auf dem Substrat, auf dem sie in der Natur vorkommen, nur wenig besser als auf dem fremden.

Auf den Einfluß der Form der Stickstoffernährung auf das Wachstum wird in F. VIII eingegangen.

3. Wachstum einiger weiterer Arten auf Silikat- und auf Karbonatboden

a. Wachstum von *Erica carnea* auf Silikat- und auf Karbonatboden in Birmensdorf

Erica carnea wurde für die Versuche ausgewählt, da sie im *Seslerietum* sehr häufig ist und nicht, wie andere Ericaceen unserer Pflanzengesellschaften, von BOGNER (1968) ernährungsphysiologisch untersucht worden ist. Die gepflanzten

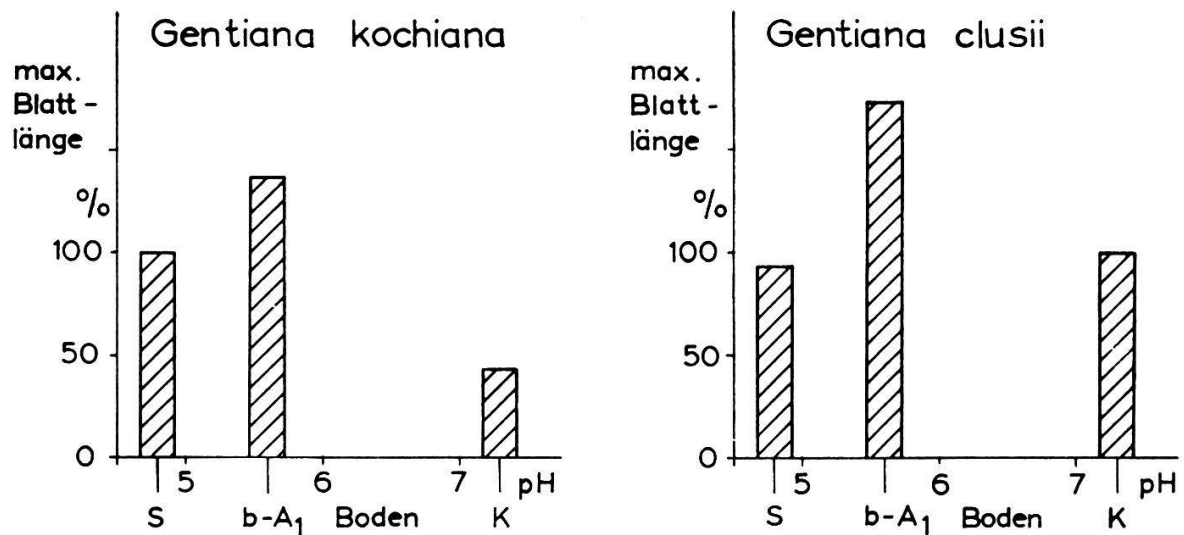


Abb. 23 Mittlere maximale Blattlänge von *Gentiana kochiana* und *G. clusii* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere maximale Blattlänge auf demjenigen Boden, auf dem die Art in der Natur vorkommt. Birmensdorf, November 1969

Individuen stammten aus der Gärtnerei der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen; sie sahen morphologisch gleich aus wie die im Untersuchungsgebiet, was aber nicht ausschließt, daß es sich um eine Sippe handelte, die züchterisch beeinflußt worden war. Die durchschnittliche maximale Höhe der Pflanzen Ende November 1969 betrug auf dem Silikatboden 20 cm, auf dem Braunerde-A₁-Boden 10 cm und auf dem Karbonatboden 8 cm. Wie in der Natur gedieh *Erica carnea* also auch auf dem Silikatboden gut (vgl. F.I). Überraschend dabei war, daß das Wachstum auf dem sauren Boden des *Nardetum*, in dem die Art im Untersuchungsgebiet nie vorkommt, fast dreimal so gut war wie auf dem basischen Boden des *Seslerietum*. Das Blühen hingegen war auf dem Karbonatboden früher und üppiger als auf dem Silikatboden. Auf dem Braunerde-A₁-Boden war das Wachstum, wohl wegen der relativ schlechten Durchlüftung dieses Bodens, weniger gut als auf den beiden anderen Böden, was allerdings aus den Messungen der durchschnittlichen maximalen Höhe nicht hervorgeht.

Gegen den Winter zeigten die Triebspitzen auf dem Silikatboden durchwegs, auf dem Braunerde-A₁-Boden zum Teil Chlorosesymptome; überhaupt waren sie dünner und schwächer als die Triebe auf dem Karbonatboden und verloren teilweise die Blätter.

Im Winter 1969/70 starben die meisten Pflanzen, was auf die Wirkung des Eises zurückzuführen ist, das nicht nur den Boden steinhart werden ließ (Frosttrocknis dieser immergrünen Art), sondern ihn zeitweise mit einer bis 5 cm dicken Schicht bedeckte.

b. Wachstum von *Minuartia verna* auf Silikat- und auf Karbonatboden

Minuartia verna kommt im Untersuchungsgebiet vor allem auf Karbonat-, seltener auch auf Silikatboden vor. Sowohl auf dem Strelaberg wie in Birmensdorf wuchsen 1969 und 1970 auf Karbonatboden, weniger auch auf Silikatboden, aus Samen viele kräftige Polster dieser Art heraus. Im Herbst 1969 wurden an beiden Versuchsorten aus dem Karbonatboden 16 etwa gleich große Exemplare (\varnothing 6 cm) ausgegraben und, nachdem die Wurzeln gereinigt worden waren, in Blumentöpfe mit Silikat- bzw. Karbonatboden gepflanzt. Im Sommer 1970 blühten die Pflanzen in Birmensdorf prächtig, auf dem Silikatboden noch besser als auf dem Karbonatboden, und auch auf dem Strelaberg blühten einige Individuen. Das vegetative Wachstum war auf dem Karbonatboden nur wenig besser als auf dem Silikatboden.

c. Wachstum von *Sempervivum tectorum* auf Silikat- und auf Karbonatboden

Einige Exemplare dieser Art wurden im Herbst 1969 bei der Probefläche «Strela Karbonat 1» ausgegraben und in Zürich in Blumentöpfe mit Silikat- bzw. Karbonatboden gepflanzt, nachdem die Wurzeln gereinigt worden waren. Es wurde mit Brunnenwasser gegossen. Bis zum Herbst 1970 zeigten die Pflanzen auf beiden Substraten gleich gutes Wachstum.

VIII. Einfluß der Form der Stickstoffernährung auf das Wachstum einiger Arten

In der «experimentellen Prüfung von Waldbodenpflanzen (84 Arten) auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung» von BOGNER (1968), weiteren Kulturversuchen zum gleichen Problem von BOGNER und DIETERICH (1968) und von GIGON und RORISON (1971) wurde übereinstimmend gefunden, daß in Sand- und Wasserkultur die Form der Stickstoffernährung je nach dem pH-Wert des Milieus das Wachstum beeinflußt. Im allgemeinen nehmen die Pflanzen, bezogen auf die Anzahl Atome, mehr stickstoffhaltige Ionen aus dem Boden auf als von allen anderen Nährionen zusammen (VIETS 1965). Somit ist natürlich für die Pflanze nicht einerlei, ob die stickstoffhaltigen Ionen positiv oder negativ geladen sind, denn es muß in der Pflanze ein sogenanntes Ionengleichgewicht herrschen (DE WIT et al. 1963, EVERS 1964). Auch braucht es zum Einbau von Nitrat in die Pflanze ein Enzym mehr, die Nitratreduktase. Des weiteren wurden Zusammenhänge zwischen Chlorosephänomenen und der Form der Stickstoffernährung festgestellt (EVERS 1963). Die Übertragung der Ergebnisse der physiologischen Versuche von BOGNER und DIETERICH auf die Verhältnisse in der Natur geschah durch SCHLENKER (1968). Dieser Autor sieht in der Form der Stickstoffernährung eine wichtige Ursache für das Vorkommen oder Fehlen gewisser Arten an bestimmten Standorten.

Aufbauend auf diesen Arbeiten und auf der Tatsache, daß im alpinen Silikatboden der Stickstoff der Pflanze vorwiegend als Ammonium angeliefert wird,

im Karbonatboden hingegen als Nitrat (REHDER 1970), wurde die Hypothese formuliert, daß die Form der Stickstoffernährung eine Ursache für das Vorkommen gewisser Arten auf nur einem der beiden Substrate sei. Zur Prüfung dieser Hypothese bei den Arten der Kapitel F. VI und VII wurden die Stickstoffformenversuche durchgeführt, deren Aufbau in C. V genau beschrieben ist und deren Ergebnisse schon in den Tabellen 15–24 enthalten sind. Vor allem galt es festzustellen, ob der Form der Stickstoffernährung bei den Arten der Versuche tatsächlich eine wesentliche ökologische Bedeutung zukommt, d. h. ob bei den Konkurrenzversuchen auf ein und demselben Boden, je nach der Form der Stickstoffernährung, die eine oder die andere Art überwiegt (vgl. S. 32–33).

Wie schon erwähnt, ist die Streuung der Ergebnisse der Kultur- und der Konkurrenzversuche und somit auch die der Stickstoffformenversuche zu groß, als daß sie näher statistisch untersucht werden könnten. Nur Wachstumsunterschiede, die mehr als 30% des Wachstums in den Kontrollversuchen betragen, können als gesichert gelten.

Nardus stricta: Bei dieser Art stellte BOGNER (1968) mit gemischter Stickstoffernährung (30% Ammonium + 70% Nitrat) bei pH 3,3 und 6,0 das beste Sproßwachstum fest, mit reiner Ammoniumernährung bei pH 3,3 und 6,0 nur halb so gutes und mit Nitrat bei pH 3,3, 6,0 und 8,0 nur ein Drittel bis ein Fünftel so gutes. GIGON und RORISON (1971) fanden, daß Jungpflanzen von *Nardus* in Wasserkultur mit Ammonium oder Nitrat bei pH-Werten zwischen 4,2 und 7,2 etwa gleich gut wachsen. Dies stimmt mit den Ergebnissen von DE COULON (1923) überein. In den vorliegenden Versuchen mit natürlichen Böden zeigte sich 1969 auf Silikatboden mit Ammoniumdüngung eine leicht stärkere Wachstumsförderung als mit Nitrat. In den Konkurrenzversuchen mit *Sesleria coerulea* war aber sowohl 1969 wie 1970 die Richtung der Konkurrenz bei beiden Stickstoffformen dieselbe. Die Ursache dafür, daß auf Silikatboden auch bei Nitratdüngung *Nardus* konkurrenzstärker war als *Sesleria* könnte daran liegen, daß es aus mikrobiologischen Gründen experimentell gar nicht möglich ist, einen ± natürlichen, sauren Boden mit Nitrat als einziger Stickstoffquelle herzustellen. Auch in mit Nitrat gedüngtem, saurem Boden hatte es genügend Ammonium, daß *Nardus* gut wachsen und *Sesleria* verdrängen konnte.

Auf Karbonatboden traten 1970 bei *Nardus* bei Ammoniumdüngung, wohl durch das Nitrifikationsgift hervorgerufen, Schädigungen ein, nachdem im Vorjahre bei dieser Stickstoffform das beste Wachstum festgestellt worden war. Auch auf diesem Boden wurde die Richtung der Konkurrenz zwischen *Nardus* und *Sesleria* durch die Form der Stickstoffernährung nicht verändert.

Sesleria coerulea: Bei dieser Art stellten BOGNER und DIETERICH (1968) mit Nitrat bis pH 3,3 hinunter sehr gutes Wachstum fest, mit Ammonium bei pH 3,3 und 6,0 hingegen sehr schlechtes. In Versuchen mit Jungpflanzen fanden GIGON und RORISON (1971) bei tiefem pH-Wert kein sehr viel schlechteres Wachstum

mit Ammonium als mit Nitrat, bei hohem pH-Wert sogar fast gleich gutes (was übrigens auch die Messungen von BOGNER und DIETERICH andeuten). Ein ähnliches Ergebnis zeigten auch die Versuche in Birmensdorf.

Carex sempervirens: Bei der Silikatsippe dieser Art hatte die Düngung auf Silikat- wie auf Karbonatboden in Birmensdorf keine starke Wachstumsförderung zur Folge. Mit Ammonium und dem Nitrifikationsgift trat 1970 auf dem Karbonatboden eine Schwächung des Wachstums ein, die sich auch auf dem Strelaberg zeigte.

Bei der Karbonatsippe bewirkte Ammonium in fast allen Versuchsreihen eine Wachstumsdepression. Die übrigen Ergebnisse sind widersprüchlich und können nicht interpretiert werden.

Sieversia montana zeigte auf dem Silikatboden keine Wachstumsförderung durch Düngung, die mehr als 20% des Wachstums auf dem ungedüngten Boden betrug. In den Konkurrenzversuchen mit *Scabiosa lucida* wurde die Richtung der Konkurrenzierung durch die Form der Stickstoffernährung nicht verändert. Auf dem Karbonatboden starb die Art infolge von Chlorose ab, gleichgültig welche Stickstoffform im Boden vorlag.

Scabiosa lucida zeigte in Birmensdorf auf dem Silikatboden mit Ammonium keine, mit Nitrat jedoch eine sehr starke Wachstumsförderung. Auf dem Karbonatboden bewirkten beide Stickstoffformen eine Wachstumsförderung. Auf dem Strelaberg waren die Wirkungen der Düngung viel geringer als in Birmensdorf, ausgenommen eine, wohl auf dem Nitrifikationsgift beruhende, schädliche Wirkung in den Ammoniumreihen. Das in Birmensdorf erhaltene Ergebnis stimmt mit demjenigen, das GIGON und RORISON (1971) in Wasserkultur mit der nahverwandten Art *Scabiosa columbaria* erhielten, insofern überein, als auch dabei festgestellt wurde, daß *Scabiosa* mit Nitrat besser wächst als mit Ammonium, aber Ammonium in neutralem Milieu doch ein relativ gutes Wachstum bewirkt.

Gentiana kochiana: Die Form der Stickstoffernährung hatte keinen wesentlichen Einfluß auf das Wachstum; trotz Ammoniumernährung konnte diese Art (in Birmensdorf) nicht auf dem Karbonatboden wachsen.

Gentiana clusii: Ammonium oder das Nitrifikationsgift hatte in allen Versuchsreihen eine Wachstumsverminderung zur Folge, Nitrat eine deutliche Förderung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Form der Stickstoffernährung für das Vorkommen oder Fehlen der untersuchten Arten auf Silikat- bzw. Karbonatboden wohl keine wesentliche Bedeutung hat; eine solche hätte sich in den durchgeführten Versuchen zeigen müssen, auch wenn sie mit Versuchsfehlern (inhomogenes Pflanzenmaterial, keine reine Nitraternährung in den Nitrat-

reihen auf Silikatboden, evtl. Giftwirkung des Nitrifikationsgiftes) behaftet sind.

Die Ergebnisse von BOGNER und DIETERICH geben bei den meisten Arten weniger Aufschlüsse über das ökologische Verhalten als über das physiologische Verhalten bei relativ hohen Stickstoffkonzentrationen. Außer an Spezialstandorten kommen Stickstoffgehalte von 98 ppm in der Bodenlösung nämlich nicht vor. Daß bei einer solchen Konzentration Ammonium geradezu giftig wirken kann, ist bekannt. Die Stickstoffgehalte in der Bodenlösung betragen 10–100mal weniger. Auch in den Düngeversuchen der vorliegenden Arbeit wurden konzentrierte Lösungen gegossen. Aber in Böden wird der größte Teil der Ionen sogleich an Tonpartikel adsorbiert, so daß die Konzentration in der Bodenlösung gering wird. Die pH-Werte, die BOGNER und DIETERICH für die saure bzw. alkalische Versuchsreihe gewählt haben – pH 3,3 und pH 8,0 –, sind so extrem, daß bei ihnen, wie die Ergebnisse es zeigen, die Wasserstoffionenkonzentration schon für sich allein eine Wirkung auf das Pflanzenwachstum hat. Die Ergebnisse dieser Autoren sind also nicht ohne weiteres allgemein auf unser Problem übertragbar. Eine Ausnahme hievon sind die Ergebnisse von BOGNER (1968) mit den in den untersuchten Rasen vorkommenden Arten *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea*. Diese Arten wuchsen nämlich in BOGNERS Versuchen mit dem, physiologisch gesehen, «aggressiveren» Ammonium besser als mit Nitrat. Bei pH 8,0 war mit dieser Stickstoffquelle kein Wachstum möglich. Wohl deshalb kommen diese Arten auf Karbonatboden nicht vor.

IX. Allgemeiner Vergleich des Wachstums auf dem Strelaberg (2355 m) mit dem in Birmensdorf (555 m)

Es ist aufschlußreich, noch kurz auf die Unterschiede zwischen dem Wachstum auf dem Strelaberg und dem in Birmensdorf einzutreten, denn diese Unterschiede beruhen einzig auf den Klimaunterschieden (vgl. Abb. 2) zwischen den beiden Versuchsorten, da das Pflanzenmaterial, die Böden, die Düngung und der Zeitpunkt der Pflanzung praktisch dieselben waren (climofunction, nach JENNY 1958). Von den untersuchten Arten eignet sich *Carex sempervirens* am besten für einen solchen Vergleich, da bei ihr fast alle Individuen von Anfang bis Ende überlebten. In Birmensdorf trat in zwei Jahren auf dem Silikatboden eine Verzehnfachung der Horstfläche/Blumentopf ein, bei der Karbonatsippe nur eine Verdreifachung; auf dem Karbonatboden war es eine Verfünffachung bzw. eine Vervierfachung. Auf dem Strelaberg wurden die Individuen der Silikatsippe auf dem Silikatboden 1,3 mal größer; auf dem Karbonatboden trat kein Wachstum ein, was bei der Karbonatsippe auf beiden Substraten der Fall war. Aus dem Gesagten geht hervor, daß nicht einmal innerhalb ein und derselben Sippe die gleiche klimatische Veränderung gleiche Wachstumsveränderungen auf verschiedenen Substraten zur Folge hat. Bemerkenswert ist, wie schwach

das Wachstum von *Carex sempervirens* und übrigen aller untersuchten Arten unter den alpinen Bedingungen auf dem Strelaberg war.

Aufschlußreich ist auch zu vergleichen, wann sich die physiologischen Schädigungen gewisser Silikatpflanzen auf Karbonatboden auf dem Strelaberg und in Birmensdorf zeigten. *Nardus stricta* gedieh in Birmensdorf noch zwei Jahre nach der Pflanzung relativ gut, nur wenige Individuen waren gestorben. Auf dem Strelaberg waren hingegen schon anderhalb Jahre nach der Pflanzung (2. Pflanzung) sehr viele Individuen tot oder am Absterben. Bei *Sieversia montana* traten die Schädigungen durch Chlorose zuerst und intensiver in Birmensdorf ein. Ein Jahr nach der Pflanzung lebten dort nur noch 70% der gepflanzten Individuen, wogegen auf dem Strelaberg (2. Pflanzung) nach dieser Zeitspanne noch keine Pflanzen gestorben waren. Man kann also bezüglich des Eintretens physiologischer Schädigungen keine allgemeinen Regeln aufstellen. Es ist nicht unbedingt so, daß physiologische Schädigungen sich unter denjenigen Bedingungen zuerst zeigen, wo das Wachstum am intensivsten ist.

G. Ökologischer Gesamtüberblick

Die folgenden Ausführungen gelten, streng genommen, nur für die Verhältnisse im Untersuchungsgebiet und nur für den Vergleich des *Nardetum* mit dem *Seslerietum*. In neutralen aber karbonatfreien, in sauren Böden von $\text{pH} < 4,5$ und in Hochmoorböden liegen vollständig andere Bedingungen vor.

Einige der Ausführungen sind nur als Hypothesen oder sogar nur als plausible Erklärungsversuche aufzufassen.

1. Karbonat – ein weitverbreiteter Extremstandort

Die primären Ursachen für die Unterschiede zwischen dem *Nardetum* und dem *Seslerietum* liegen natürlich in den physikalischen und chemischen Unterschieden zwischen dem Silikatgestein (verschiedene Gneise und Schiefer) und dem Karbonatgestein (massige Kalke und Dolomite).

Diese Unterschiede wirken sich schon bei der Verwitterung und bei den ersten Phasen der Bodenbildung, bei denen die Pflanzen noch keine wesentliche Rolle spielen, entscheidend aus. Die Silikatgesteine verwittern im allgemeinen zu Grus oder Schluff. Die Karbonatgesteine verwittern relativ langsam, und es entsteht viel Skelett und wenig Feinerde (vgl. z.B. MOONEY et al. 1962). Dies bedeutet, daß an den untersuchten Südhängen auf dem Karbonatstandort die Wasserversorgung schlecht und das Mikroklima extrem sind und Bodenbewegungen (Solifluktion im weitesten Sinne) eintreten. Vor allem wegen dieser Faktoren kann der Karbonatstandort nur mit Mühe von den Pflanzen besiedelt werden. Im Gegensatz zum Silikatstandort bildet sich hier deshalb kein geschlossener Rasen, sondern durch das Zusammenwirken von Vegetationsentwicklung und Bodenbildung entstehen die bekannten Treppen. Der Karbonatschutt wird entmischt in Kies auf den Trittsflächen der Stufen und Feinerde oberhalb und zwischen den Sprossen und Wurzeln der Pflanzen, die die Stirnflächen der Stufen bilden.

Der Karbonatstandort ist somit in zwei ökologische Nischen gegliedert: die Trittsflächen mit sehr extremen edaphischen und mikroklimatischen Standortbedingungen (siehe unten) und die Stirnflächen und «Kanten» der Stufen mit relativ ausgeglichenen Standortbedingungen. Diese Gliederung spiegelt sich in der Anordnung der verschiedenen Arten wider (siehe ZUBER 1968 und Abb. 4). Betrachten wir nun wieder den Karbonatstandort als Ganzes und vergleichen wir ihn mit dem Silikatstandort. Die Untersuchungen des Wasserfaktors haben gezeigt, daß an beiden Standorten so gut wie immer genügend pflanzenverwert-

bares Wasser vorhanden ist. Am Karbonatstandort ist die Versorgung in Trockenperioden aber erschwert, was sich auch in der Artengarnitur zeigt (Xeromorphie).

Nicht nur in der Wasserversorgung ist der Karbonatstandort extremer als der Silikatstandort, sondern, damit zusammenhängend, auch im Bodenmikroklima. An sommerlichen Strahlungstagen wurden an der Bodenoberfläche (vegetationsfrei) auf Karbonat Temperaturen bis 54 °C, auf Silikat bis 38 °C gemessen. Im Zusammenwirken mit dem Wasserfaktor kann das extreme Mikroklima das Aufkommen von Jungpflanzen sehr stark erschweren, zum Teil sogar verhindern (vgl. auch SCHMIDT 1957).

Auch in chemischer Hinsicht ist der Karbonatstandort extrem. Wegen der einseitigen mineralogischen Zusammensetzung des Muttergesteins sind Kalzium- und Magnesiumionen im Vergleich zu allen anderen Nährionen in der Karbonatfeinerde in enormem Überschuß vorhanden. Es können auf diesem Substrat also nur Arten gedeihen, die für die anderen Nährionen ein ausgeprägtes Selektionsvermögen besitzen. Gesichert ist, daß am Karbonatstandort die Kaliumversorgung schlechter ist als am Silikatstandort. Auch in der Wasserstoffionenkonzentration in der Feinerde unterscheiden sich die beiden Standorte sehr stark. Der Gehalt an Spurenelementen wurde nicht untersucht. Die beiden Böden unterscheiden sich darin aber sicher, denn die Löslichkeit und die Aufnehmbarkeit dieser Ionen wird vom pH-Wert des Mediums beeinflusst (vgl. z.B. HODGSON 1963). Ganz allgemein beeinflussen alle Ionen einander chemisch (Löslichkeitsprodukte, Kolloidchemie usw.) und physiologisch (ion uptake antagonism, «Ionenkonkurrenz» usw.) sehr stark, wie dies zum Beispiel CLYMO (1962) versuchte darzustellen. Die komplizierten Kationen-Anionen-Gleichgewichte bei der Nährstoffaufnahme und in der Pflanze selbst wurden zum Beispiel von DE WIT et al. (1963), EVERS (1964), CUNNINGHAM (1968) und KINZEL (1968) untersucht. Dies führt ins Gebiet der Physiologie und soll hier nicht näher besprochen werden.

Einzig die Stickstoffversorgung ist besser. Betrachtet man aber die Form, in der der Stickstoff im Boden vorliegt, so wird deutlich, daß auch in dieser Hinsicht der Karbonatstandort «extremer» ist, eine größere Spezialisierung der Pflanzen erfordert. Im Silikatboden liegt der Stickstoff als Ammoniumion vor, im Karbonatboden als Nitrat. Zum Einbau dieses Ions in die Pflanze wird ein Enzym (die Nitratreduktase) mehr benötigt als zum Einbau von Ammonium.

2. Die Produktivität des *Seslerietum* ist größer als die des *Nardetum*

Es ist eine interessante Frage, wie es denn möglich ist, daß die Produktivität am Extremstandort «Karbonat» größer ist als auf Silikat. Hierfür spielt die Beweidung die wichtigste Rolle. Schon ohne den Einfluß der Weidetiere des Menschen ist diese im *Nardetum* wohl größer als im *Seslerietum*, denn dieses stellt keinen guten Lebensraum für die Murmeltiere dar. Sie können im steinigem, felsigen Karbonatboden nur schlecht ihre Höhlen graben. Im allgemeinen wird

das *Nardetum*, weil in ihm mehr vom Vieh gerne gefressene Pflanzen vorkommen (*Trifolium alpinum*, *Leontodon helveticus*) und weil es nicht so steinig und felsig ist, intensiver beweidet als das *Seslerietum*. Dies bewirkt, daß der Silikatstandort mit der Zeit sehr an Nährstoffen verarmt: Magerkeitszeiger wie *Potentilla aurea* und vor allem *Nardus stricta* nehmen überhand. *Nardus* ist zugleich auch ein Weideunkraut, da seine borstlichen Blätter nur in jungem Zustand vom Vieh gefressen werden.

Wie stark der Boden des *Nardetum* infolge Überbeweidung verarmen kann, geht aus den Versuchen LÜDIS (1940) auf der Schynigen Platte (2000 m) hervor, welche zeigten, daß schon nach dreijährigem Aussetzen der Nutzung der jährliche Heuertrag mehr als das Doppelte betrug. LÜDI stellte während der Schonzeit einen deutlichen Rückgang von *Nardus*, *Gentiana kochiana*, *Potentilla aurea* und anderen Arten und eine Zunahme von *Festuca rubra*, *Leontodon hispidus*, *Crepis aurea* und *Lotus corniculatus* fest. Ähnliches wurde auch an benachbarten beweideten und nicht beweideten *Nardetum*-Beständen auf der Schwarzseealp oberhalb Davos beobachtet. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß LÜDI (1936) auf der Schynigen Platte durch Volldüngung (ohne Kalk) beim *Nardetum* eine Erhöhung des Heuertrages um 530%(!), beim *Seslerietum* eine solche um nur 38% erzielte. Auch dies macht deutlich, wie stark vermagert der *Nardetum*-Boden ist. Ob vor allem der Stickstoff fehlt, geht aus den Versuchen von LÜDI leider nicht hervor. Die geringe Ertragszunahme beim *Seslerietum* hängt «wohl mit der bisweilen starken Austrocknung» zusammen.

Eine weitere Ursache für die größere Produktivität des *Seslerietum* ist, daß die sogenannte nachschaffende Kraft des Karbonatbodens viel größer ist als die des Silikatbodens. Dauernd verwittert viel Karbonatgestein, wodurch Nährstoffe freigesetzt werden. Beim Silikatboden ist dieser Vorgang viel weniger intensiv; vielleicht ist hier sogar die Auswaschung von Nährstoffen in tiefere Bodenschichten von ökologischer Bedeutung.

3. Der Konkurrenzfaktor ist vor allem für das Fehlen vieler *Seslerietum*-Arten im *Nardetum* von ökologischer Bedeutung

Im Feld wurde beobachtet, daß *Seslerietum*-Arten, die nie im *Nardetum* vorkommen, an bestimmten Standorten sehr wohl auf Silikatböden gedeihen, die chemisch dem *Nardetum*-Boden entsprechen. Weniger häufig wurde Entsprechendes bei *Nardetum*-Arten beobachtet. Keimversuche, Kulturversuche und Angaben aus der Literatur ließen deutlich werden, daß fast alle *Seslerietum*-Arten auf *Nardetum*-Boden gedeihen können. Von den *Nardetum*-Arten können hingegen nur wenige auch auf *Seslerietum*-Boden gedeihen. Alle diese Beobachtungen führten zur Hypothese, daß neben den abiotischen Standortbedingungen auch die Konkurrenz zwischen den höheren Pflanzen dafür verantwortlich ist, daß gewisse Arten nur im *Nardetum*, andere nur im *Seslerietum* vorkommen.

Experimente mit adulten Pflanzen zeigten, daß *Nardus stricta* in Reinkultur auf Karbonatboden nur schlecht gedeiht und mit der Zeit zugrunde geht.

Sesleria coerulea hingegen gedeiht in Reinkultur auch auf Silikatboden normal. In Mischkultur mit *Nardus* wird *Sesleria* von dieser Art aber stark verdrängt und mit der Zeit eliminiert durch das Wirken des Konkurrenzfaktors. Dieses Ergebnis wurde durch Verpflanzungsversuche in der Natur bestätigt, was darauf hindeutet, daß Konkurrenzversuche die Situation in der Natur einigermaßen widerspiegeln. Ein weiterer Konkurrenzversuch wurde mit den einander in Lebensform und ökologischer Bedeutung gut entsprechenden Arten *Sieversia montana* aus dem *Nardetum* und *Scabiosa lucida* aus dem *Seslerietum* durchgeführt. Das Ergebnis entspricht dem des soeben besprochenen Versuches. Über die Bedeutung der Konkurrenz kann nun folgendes ausgesagt werden: Der Konkurrenzfaktor spielt für das Fehlen von *Sesleria* und *Scabiosa* im *Nardetum* eine wichtige Rolle. Er ist aber nicht unabhängig von den anderen Standortsfaktoren, er wirkt immer mit denselben zusammen, ist als Funktion derselben zu verstehen. Viele Arten verhalten sich in der Natur ähnlich wie *Sesleria* und *Scabiosa*; sie kommen an bestimmten Orten auf Silikatboden vor, aber nie oder fast nie im *Nardetum*. Es kann angenommen werden, daß auch für das Fehlen dieser Arten im *Nardetum* der Konkurrenzfaktor verantwortlich ist. Nur wenige *Seslerietum*-Arten, vor allem jene der Trittflächen der Stufen, wurden nie auf Silikat gefunden. Nach den Ergebnissen der Kulturversuche mit *Gentiana clusii* zu schließen, können diese Arten, auch wenn der Konkurrenzfaktor nicht wirkt, nicht auf Silikatboden gedeihen. Entsprechendes dürfte auch für die meisten silikattreuen Arten des *Nardetum* zutreffen. Wie *Nardus* und *Sieversia* können sie schon allein wegen der abiotischen Standortbedingungen nicht im *Seslerietum* wachsen.

Die vorliegende Arbeit hat also gezeigt, daß die von MILTHORPE (1961) formulierte Hypothese zutrifft, wonach "... competition factors rather than incompatible physiological mechanisms probably determine the distribution of many ... so-called calcicole and calcifuge species". Die Konkurrenz ist aber nicht für das Vorkommen oder Fehlen aller Arten ein wesentlicher Faktor; sie darf nicht überschätzt werden, denn viele Arten können sich am fremden Standort, auch wenn sie gekeimt sind, aus physiologischen Gründen nicht heranwachsen, verlassen ihn also kampflös wieder (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964, S. 590).

4. Die entscheidenden unabhängigen und die entscheidenden unmittelbar wirkenden Standortsfaktoren sowie das Wirkungsnetz zwischen ihnen

Bevor der Versuch unternommen wird, ein solches Wirkungsnetz zu entwerfen, sollen die unabhängigen Standortsfaktoren, die dem *Nardetum* und dem *Seslerietum* gemeinsam sind, nochmals im einzelnen erwähnt werden:

1. alpine bis subalpine Stufe
2. Aperatur mehr als 5 Monate

3. keine Vernässung des Bodens

4. keine stark windexponierte Lage

Beschränkt man sich auf jene Ausbildungen der beiden Pflanzengesellschaften, die in der vorliegenden Arbeit untersucht worden sind, so kommen noch die folgenden Ergänzungen hinzu:

1a. untere alpine Stufe

5. Exposition SSE–SSW

6. Hangneigung 10°–40°

7. gleicher potentieller Artenschatz infolge der benachbarten Lage

8. gleiche Zeitdauer seit Beginn der Bodenbildung und Vegetationsentwicklung (gleiche Zeitdauer seit Rückzug der Gletscher)

Aufbauend auf den in B.II dargelegten Grundlagen und die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zusammenfassend, gibt Abbildung 24 eine Übersicht über entscheidende unabhängige und entscheidende unmittelbar wirkende Standortsfaktoren, das Wirkungsnetz zwischen ihnen und abhängige biotische Standortsfaktoren. Natürlich gibt diese Abbildung kein abgeschlossenes Bild über die Ursachen der Verschiedenheit von *Nardetum* und *Seslerietum*. Weitere Faktoren sind hierfür verantwortlich. Auch bestehen zwischen den verschiedenen Faktoren noch viele weitere und komplexere Beziehungen als im Wirkungsnetz angedeutet werden konnte.

Obwohl die Intensität der Beweidung im *Nardetum* viel größer ist als im *Seslerietum*, wird dieser Faktor nicht als entscheidend angesehen. Beobachtungen von KLÖTZLI (mdl.) im Schweizerischen Nationalpark zeigten nämlich, daß auch recht intensiv beweidete Bestände des *Seslerio-Caricetum sempervirentis* etwa dieselbe vegetationskundliche Zusammensetzung haben wie die des *Seslerietum* auf dem Strelaberg.

Die Angaben über den Chemismus des Silikat- bzw. Karbonatgesteins beruhen auf dem Mittel der Analysen Nr. 132–136 auf Seite 241 bzw. Nr. 46 und 47 auf Seite 279 in NIGGLI et al. (1930). Die Werte in Klammern stammen aus FREI (1944). Alle diese Gesteine sind ähnlich wie die im Untersuchungsgebiet.

Durch die kleinen, den großen entgegengesetzten Pfeile im Wirkungsnetz der Abbildung 24 soll angedeutet werden, daß fast zu jeder Wirkung eine entgegengesetzte Wirkung vorhanden ist. Nach den Ergebnissen von GIGON und RORISON (1971) in Wasserkulturen besteht zum Beispiel eine solche Wechselwirkung zwischen dem pH-Wert und dem Vorhandensein oder Fehlen der nitrifizierenden Bakterien. – Die (direkte oder indirekte) Wirkung des pH-Wertes auf die nitrifizierenden Bakterien besteht darin, daß diese Bakterien aus zum Teil noch unabgeklärten Gründen in sauren Mineralböden nicht vorkommen. In solchen Böden wird deshalb Ammonium aus dem Stickstoffkreislauf angeliefert, wogegen in neutralen bis alkalischen Böden nitrifiziert, also Nitrat angeliefert wird. – Die Wirkung des Vorhandenseins oder Fehlens der nitrifizierenden Bakterien auf den pH-Wert besteht im folgenden: In Nährlösungskultur wurde festgestellt, daß, gleichgültig bei welchem Anfangs-pH-Wert, bei Ammonium als einziger Stickstoffquelle eine starke pH-Erniedrigung, bei Nitrat eine Er-

höhung im Medium eintritt (vgl. GIGON und RORISON 1971 und HEWITT 1966, S. 216). Böden sind gepuffert, weswegen solche Verschiebungen dort nicht so gut beobachtet werden können.

Ähnliche, meist verschlungene Wege von Wirkungen in der der Haupt- richtung entgegengesetzten Richtung können auch bei den anderen Standorts- faktoren gefunden werden – außer bei den unabhängigen; darin liegt ja gerade ihre Unabhängigkeit.

Der Versuch, die Ergebnisse der Standortsanalyse in einem Wirkungsnetz gesamthaft darzustellen, zeigt, daß der Unterschied zwischen Silikat und Kar- bonat nicht in einer geraden Ursache-Wirkung-Linie den Unterschied zwischen dem *Nardetum* und dem *Seslerietum* bewirkt. Dieser Unterschied ist vielmehr das Ergebnis von Unterschieden in verflochtenen Prozessen, die sich im Laufe der Zeit verändern und die meist mehrfach rückgekoppelt sind (Kybernetik). Diese Prozesse haben zu dynamischen Gleichgewichtszuständen geführt. Man kann also sagen, daß keine statische kausale Beziehung, sondern eine dyna- mische kausale Konstellation vorhanden ist.

Die Frage nach der Hauptursache für den Unterschied zwischen der Vege- tation des *Nardetum* und der des *Seslerietum* wird auf Seite 135 behandelt.

5. Die Artengarnitur des *Nardetum* und des *Seslerietum*

In Tabelle 25 sind die Arten der Vegetationstabelle (Tab. 6) nach der Gesell- schaftstreue, nach der Substrattreue und nach dem Grad ihrer Polymorphie in Gruppen eingeteilt. Diese Einteilung darf aber nicht zu starr aufgefaßt werden. Sie soll auch nicht dahingehend interpretiert werden, daß die Arten ein Grup- penverhalten zeigen (vgl. G. 6).

Tabelle 25 Gruppierung der Arten (mit Stetigkeit in der Vegetationstabelle $\geq 11\%$) des *Nardetum* und des *Seslerietum* nach Gesellschaftstreue, Substrattreue und Polymorphie, gemäß den Angaben der Vegetationstabelle

Anzahl Arten des <i>Nardetum</i>		69		
{	<i>Nardetum</i> -treue Arten (39)	Silikattreue Arten	23	
		Arten, deren Verhalten unklar	9	
		Arten, die auch auf Karbonat vorkommen	7	
{	Arten, die im <i>Nardetum</i> und im <i>Seslerietum</i> vorkommen	30	} 59 Arten, die auf Silikat und Karbonat vorkommen (≥ 17 davon polymorph)	
{	<i>Seslerietum</i> -treue Arten (36)	Arten, die auch auf Silikat vorkommen		22
		Arten, deren Verhalten unklar		7
		Karbonattreue Arten		7
Anzahl Arten des <i>Seslerietum</i>		66		

a. Vergleich der *Nardetum*-treuen Arten mit den *Seslerietum*-treuen

Unter den *Nardetum*-treuen Arten ist der Anteil xeromorpher Arten viel kleiner als unter den *Seslerietum*-treuen. Dies ist verständlich, denn die Wasserversorgung ist am Karbonatstandort wesentlich schlechter als am Silikatstandort. *Seslerietum*-treue Arten mit xeromorphen Merkmalen sind: *Carex firma* und *Saxifraga cerasia* (Polsterwuchs), *Erica carnea* (ericoide Blätter), *Gentiana clusii* und *Globularia nudicaulis* (harte, steife Blätter), *Dryas octopetala* und *Helianthemum alpestre* (Spalierwuchs und harte, steife Blätter), *Hieracium villosum* und *Leontodon incanus* (sehr starke, dichte Behaarung der Blätter). Mit der größeren Xeromorphie hängt zusammen, daß der Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts der grünen Pflanzenmasse beim *Seslerietum* Str.K 1 8,6 (8,4–8,7)%, beim *Nardetum* Str.S 1 hingegen 10,2 (9,6–10,5)% betrug (Messungen vom September 1969).

Unter den *Seslerietum*-treuen Arten kommen auch mehr Pionierarten vor als unter den *Nardetum*-treuen. Zu dieser Gruppe gehören die meisten der eben erwähnten xeromorphen Arten, aber auch der typische Schuttstauer *Sesleria coerulea*.

Ein weiterer Unterschied ist, daß die Artengarnitur des *Nardetum* deutlich durch die Beweidung geprägt ist. Typische Weideunkräuter sind *Nardus stricta* und *Cirsium spinosissimum*. Indirekt, durch die Verarmung des Bodens an Nährstoffen, ist die gesamte Artengarnitur des *Nardetum* von der Beweidung geprägt.

b. Die silikattreuen Arten

Es sind dies die Arten, die nie auf Karbonat gefunden worden sind, wie z. B. *Nardus stricta*, *Sieversia montana*, *Gentiana kochiana*, *Vaccinium myrtillus* und *Arnica montana* (im oberen Teil der Tab. 6 mit — bezeichnet). Diese Gruppe umfaßt 23 Arten, ist also im Vergleich zur Gruppe der karbonattreuen Arten (7) relativ groß. Sie bildet mengenmäßig den Hauptteil der Pflanzendecke des *Nardetum*. Gemäß den Ausführungen in F. III–VII gedeihen diese Arten vor allem aus bodenchemischen Gründen und wegen der schlechten Wasserversorgung nicht auf Karbonat. Die Konkurrenz spielt keine wesentliche Rolle.

Die Erforschung der physiologischen Ursachen für das Versagen dieser Arten auf Karbonatboden ist, meiner Ansicht nach, ein aussichtsreicher experimenteller Weg zur weiteren Aufklärung der Kalkfrage.

c. Die *Nardetum*-treuen Arten, die auch auf Karbonat vorkommen

Bei dieser Gruppe kann man unterscheiden zwischen polymorphen und nicht polymorphen Arten. Bei den polymorphen Arten wie *Festuca rubra*, *Hieracium pilosella* und *Agrostis tenuis* dürfte es sich auf Silikat und auf Karbonat um verschiedene edaphische Ökotypen handeln. Das Verhalten der nicht polymorphen Arten ist sehr interessant. Auf Karbonat kommen sie an denjenigen Standorten vor, die dem Silikatstandort relativ ähnlich sind. *Primula integrifolia*

besiedelt nur feuchte Karbonatböden; *Selaginella selaginoides* nur die relativ feinerdreicheren. Diese Arten verhalten sich also gemäß dem Gesetz der relativen Standortskonstanz nach H. und E. WALTER (1953).

d. Die karbonattreuen Arten

Es sind dies die Arten, die nie auf Silikat gefunden worden sind, wie z. B. *Helianthemum alpestre*, *Gentiana clusii*, *Sedum atratum*, *Saxifraga caesia* und *Primula auricula* (im mittleren Teil der Tab. 6 mit — bezeichnet). Wie schon erwähnt, ist diese Gruppe relativ klein (7 Arten) und bildet einen sehr geringen Anteil der Pflanzendecke des *Seslerietum*. Soziologisch-ökologisch umfaßt sie durchwegs Arten, die im *Caricetum firmae*, also in den Pionierrasen auf Karbonatschutt oder auf Karbonatfelsen ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. Diese Standorte sind konkurrenzarm. Interessant ist nun, daß diese Arten nie an entsprechenden, also konkurrenzarmen Silikatstandorten gefunden worden sind. Diese Tatsache und die Ergebnisse der Kulturversuche mit *Gentiana clusii* zeigen, daß diese Arten wohl aus bodenchemischen Gründen, also auch ohne das Wirken des Konkurrenzfaktors, nicht auf Silikat vorkommen können.

e. Die *Seslerietum*-treuen Arten, die auch auf Silikat vorkommen

Diese Gruppe ist im Vergleich zur Gruppe der karbonattreuen sehr groß: 22 Arten. Wie beim Silikat kann unterschieden werden zwischen polymorphen und nicht polymorphen Arten. Auch hier wird vermutet, daß bei den polymorphen Arten wie *Gentiana campestris* und *Minuartia verna* auf Karbonat und auf Silikat verschiedenen edaphische Ökotypen vorliegen. Das Verhalten der anderen Arten, welche übrigens den Hauptteil der Pflanzendecke des *Seslerietum* bilden, stellt gute Beispiele für das Gesetz der relativen Standortskonstanz dar. *Erica carnea* und *Daphne striata*, typische Arten des *Seslerietum*, kommen auf Silikat nur an warmen, trockenen Standorten vor. *Aster alpinus* besiedelt auch auf Silikat vorwiegend humose, windexponierte Stellen. *Sesleria coerulea* wurde auch auf Silikat in der alpinen Stufe an einem rutschenden Hang als Schuttstauer gefunden (BACH mdl.). *Bellidiastrum michelii* und *Anthyllis alpestris* kommen nur an relativ wenig sauren Silikatstandorten vor. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch LÖTSCHERT (1959) bei seinen Untersuchungen des Vorkommens von Kalkpflanzen auf saurem Untergrund im Gebiet des Lorelei-Felsens.

Es ist für das Fehlen eben dieser Arten im *Nardetum*, für das die Konkurrenz seitens der typischen *Nardetum*-Arten den Ausschlag gibt (vgl. G. 3).

f. Die Arten, die sowohl im *Nardetum* als auch im *Seslerietum* vorkommen

Diese Gruppe ist im Vergleich zu den Gruppen der gesellschaftstreuen Arten relativ groß: 30 Arten. Sie stellt aber nur einen geringen Anteil der Pflanzenmasse in den beiden Gesellschaften. Inwieweit einige dieser Arten, wie z. B. *Myosotis alpestris*, *Campanula scheuchzeri* und *Silene vulgaris* s.l., deshalb in beiden Rasentypen vorkommen, weil sie, immer nur an konkurrenzarmen Stel-

len, relativ rasch aufkommen, blühen und fruchten können und, sobald der Konkurrenzfaktor stärker zu wirken beginnt, verdrängt werden – dies müssen weitere Untersuchungen zeigen. Auch bei dieser Gruppe kann eine Unterteilung in polymorphe und nicht polymorphe Arten vorgenommen werden. Viele der nicht polymorphen Arten kommen in einer der Gesellschaften häufiger vor als in der anderen. In dieser verhalten sie sich dann nach dem Gesetz der relativen Standortskonstanz. *Homogyne alpina* und *Crepis aurea* gedeihen vorwiegend auf leicht sauren Silikatböden; auf Karbonat kommen sie nur an humosen, feinerdreichen und relativ feuchten Stellen vor. *Antennaria dioeca* und *Elyna* gedeihen auf beiden Substraten vorwiegend an sehr humosen, windexponierten Stellen. *Helianthemum grandiflorum* hat seinen Verbreitungsschwerpunkt auf feinerdreichen, relativ gut mit Wasser versorgten, also untypischen Karbonatböden; sein Vorkommen auf Silikatböden wird dadurch verständlich.

Der Anteil polymorpher Arten ist groß, umfaßt er doch mindestens 11 Arten, worunter *Carex sempervirens*, *Ranunculus montanus* s.l., *Poa alpina*, *Galium anisophyllum*, *Polygala alpestris*, *Campanula scheuchzeri*, *Lotus alpinus* und *Mysotis alpestris*. Auf die Differenzierung von *Ranunculus montanus* s.l. in die Silikatsippe *R. grenierianus* ($2n = 16$) und die Karbonatsippe *R. montanus* s.str. ($2n = 32$) wurde schon hingewiesen. Neueste Chromosomenuntersuchungen von Frau Dr. C. URBANSKA am Geobotanischen Institut ETH deuten darauf hin, daß neben den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen morphologischen und physiologischen Unterschieden zwischen der Silikatsippe und der Karbonatsippe von *Carex sempervirens* möglicherweise auch zytologische Unterschiede vorhanden sind. *Poa alpina* und auch *Polygonum viviparum* pflanzen sich vorwiegend durch Bulbilli, also vegetativ, fort, wodurch einmal entstandene Ökotypen genetisch rein erhalten bleiben. Es müssen nach LANDOLT (mdl.) Isolierungsmechanismen zwischen den verschiedenen Ökotypen vorhanden sein, damit diese erhalten bleiben. Sonst entstehen durch Bastardierung immer wieder viele Zwischenformen, die weder an die einen noch an die anderen Bedingungen angepaßt sind.

g. Die Gruppe der Hemiparasiten

Diese Gruppe umfaßt drei Arten, die in den bisher erwähnten Gruppen schon enthalten sind. Sie muß aber doch noch gesondert betrachtet werden, da hier ganz andere Lebensbeziehungen zu den anderen Pflanzen und ein ganz anderes Verhältnis zu den Standortsfaktoren vorliegt als bei den übrigen Pflanzen. *Euphrasia minima* und *E. salisburgensis* sind nach den Angaben in HEGI (1908 ff.) recht unspezifische Halbschmarotzer auf Gräsern und Seggen. Nach ZUBER (1968) kann *E. salisburgensis* auch ohne Wurzelparasitismus Samen zur Reife bringen. Ihr Vorkommen oder Fehlen kann also nicht mit dem Vorhandensein einer bestimmten Wirtspflanze in Zusammenhang gebracht werden. Dies ist aber bei *Pedicularis verticillata* der Fall, die vor allem auf *Sesleria coerulea* parasitiert (HEGI 1908 ff.).

Die Beobachtung von ZUBER (1968), daß im *Seslerietum* infolge der Bodenbewegungen viele Arten fehlen, für deren gutes Gedeihen die Verbindung ihrer Wurzeln mit anderen Organismen (Mykorrhiza, Knöllchenbakterien) nötig ist, konnte nicht bestätigt werden.

h. Ist die Vegetation in den Karbonatgebieten der Alpen wirklich artenreicher und «schöner» als in den Silikatgebieten?

Obwohl diese Frage nicht direkt mit der vorliegenden Arbeit zusammenhängt, soll sie doch kurz gestreift werden. Sie kann im allgemeinen mit «Ja» beantwortet werden. Gründe für den größeren Artenreichtum in Karbonatgebieten sind:

1. Karbonatgebiete sind im Vergleich zu Silikatgebieten im allgemeinen vielfältiger; es kommen in ihnen mindestens drei ganz verschiedene Standorte vor: Felsen und (basischer) Karbonatrohboden; feinerdereicher, \pm neutraler Karbonatboden; entkarbonateter, versauerter, relativ gut mit Wasser und Nährstoffen versorgter Feinerdeboden. Der pH-Wert dieses Bodens beträgt 5,5–6,5, ist also für das Pflanzenwachstum sehr günstig. Nach dem in F.II Gesagten können auf diesem Boden Silikatpflanzen und Karbonatpflanzen gemeinsam vorkommen. Jede der erwähnten Nischen enthält wieder andere Arten, was gesamthaft einen großen Artenschatz zur Folge hat (vgl. auch B. ZOLLITSCH 1969). Im Gegensatz dazu hat es in Silikatgebieten, chemisch gesehen, nur ein Substrat: das saure.
2. Wegen der anderen Verwitterungsweise bleiben auf Karbonat viel mehr felsige und somit relativ konkurrenzarme Standorte erhalten als auf Silikat. Auf Karbonat können sich konkurrenzschwache Arten also besser halten als auf Silikat.
3. Viele Refugien der Pflanzen während der Eiszeiten sind Karbonatgebiete, z.B. die Südwestalpen und die Nunatakker im nördlichen Alpenvorland. Somit konnten die sogenannten Karbonatpflanzen die Eiszeiten besser überdauern als die sogenannten Silikatpflanzen.

Der zweite Teil der Frage ist natürlich nicht objektiv zu beantworten. Gesichtspunkte, die die Vegetation der Karbonatgebiete vielleicht «schöner» erscheinen lassen, sind:

1. der größere Artenreichtum
2. die kleinerräumige, also vielfältigere Gliederung in verschiedene Standorte und ökologische Nischen
3. die Steilhänge haben wegen der geringeren Beweidung (vgl. S. 127) einen größeren Reichtum an großblütigen, also «schönen» Pflanzen, verglichen mit entsprechenden Silikatstandorten.

6. Die Frage nach der Hauptursache für den Unterschied zwischen der Vegetation des *Nardetum* und der des *Seslerietum*

Bevor auf diese Frage eingegangen wird, sollen zwei allgemeine Bemerkungen zum Problem gemacht werden, warum der Unterschied zwischen Silikat- und Karbonatvegetation in den Alpen so besonders deutlich hervortritt.

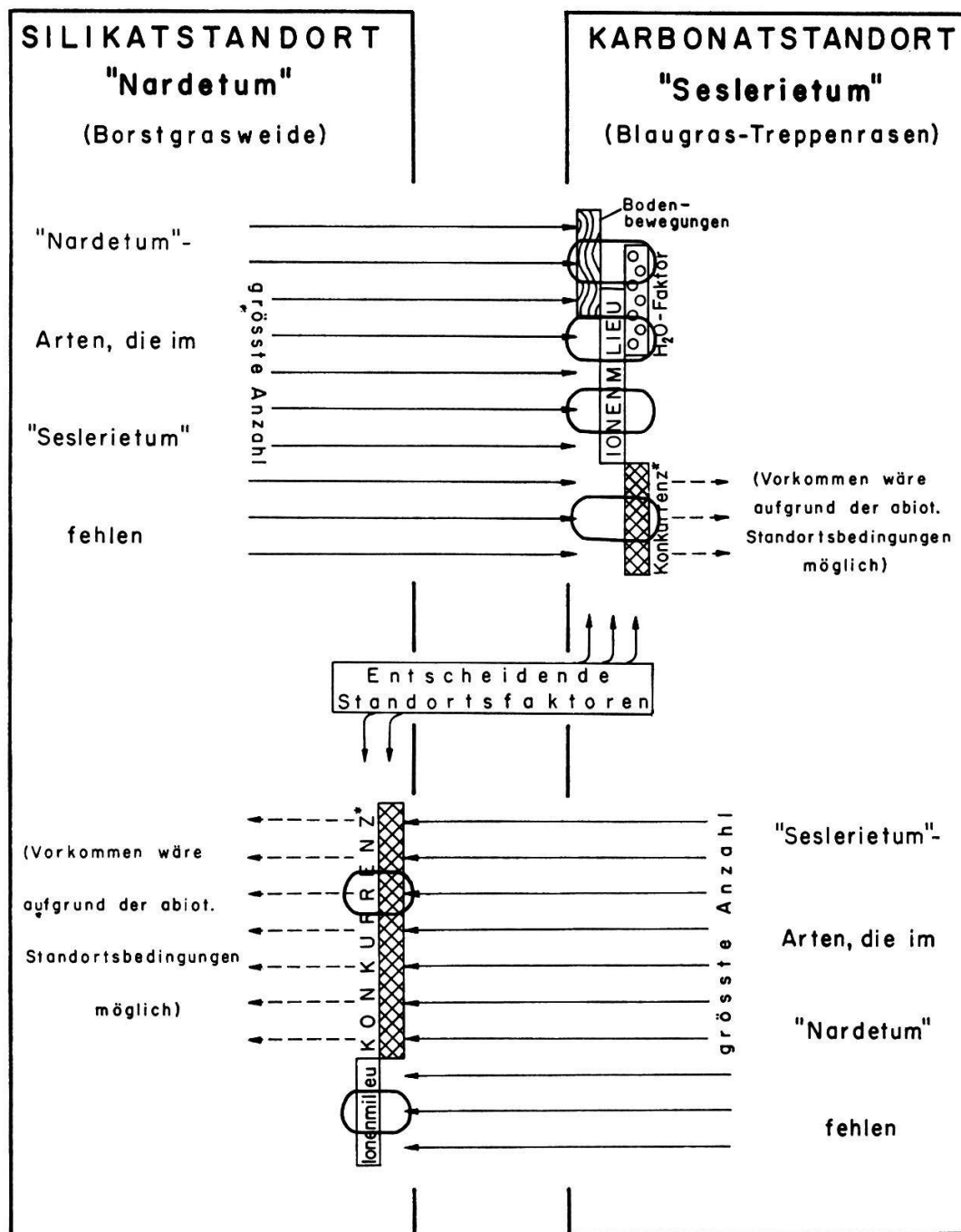
Unter den alpinen Klimabedingungen verwittert das Gestein vor allem physikalisch und weniger chemisch. Dies bedeutet, daß der Karbonatboden hier weniger stark versauert, der Unterschied zum (sauren) Silikatstandort also deutlicher bleibt als in tiefer gelegenen Höhenstufen.

In der alpinen Stufe befinden sich viele Arten aus klimatischen Gründen am Rande ihrer ökologischen Möglichkeiten, was bedeutet, daß ihre Amplitude bezüglich aller Standortbedingungen, also auch der edaphischen, stark eingeengt ist. Deshalb gibt es hier keine Arten, die auf Silikat und Karbonat dominant sind, die Physiognomie der Vegetation so stark bestimmen wie in tieferen Lagen z.B. *Fagus silvatica* oder *Molinia coerulea* s.l.

Gemäß unserer Problemstellung liegen letztlich alle Ursachen für die Verschiedenheit zwischen den untersuchten Beständen des *Nardetum* und denen des *Seslerietum* einzig im Unterschied zwischen Silikat- und Karbonatgestein begründet. Bei der obigen Frage geht es also darum, die «Hauptwege» zu finden, auf denen sich dieser Unterschied auf die Pflanzen auswirkt. Die Verschiedenheit von *Nardetum* und *Seslerietum* soll im folgenden vor allem «negativ» charakterisiert werden als das Fehlen gewisser *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* und umgekehrt. Aus der vorliegenden Arbeit ist wieder einmal hervorgegangen, daß für das Fehlen (und das Vorkommen) fast jeder einzelnen Art wieder eine andere Kombination von Faktoren – seltener eine einzelner Faktor – verantwortlich ist. Dies ist insbesondere am Beispiel der Konkurrenz zu erkennen. Oft hat die negative Wirkung eines Faktors erst durch das Zusammenwirken mit einem anderen Faktor in einem späteren Lebensstadium der Pflanze das «Fehlen» zur Folge. All dies bedeutet, daß es keine allgemeine Hauptursache für den Unterschied zwischen der Vegetation des *Nardetum* und der des *Seslerietum* gibt. Die obige Frage ist für ein solch komplexes System wie eine Pflanzengesellschaft oder allgemeiner eine Biogeozönose (Ökosystem) zu einfach gestellt. Ökologisch sinnvoller ist es zu fragen: Welches ist der Faktor, der allein oder in Kombination mit anderen Faktoren für das Fehlen der größten Anzahl von *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* verantwortlich ist? (Sinngemäß für die *Seslerietum*-Arten.)

Auf Grund der Zusammenstellungen in den vorangegangenen Kapiteln kann diese neue Fragestellung zum Teil beantwortet werden; mit der Abbildung 25 wird versucht, die Antwort zu veranschaulichen. (In den Kästchen der Abbildung 24 wurde die Antwort schon vorweggenommen, damit diese Abbildung so vollständig wie möglich ist.)

Das Ionenmilieu im Karbonatboden ist diejenige Faktorenkombination, die allein oder in Kombination mit weiteren Faktoren für das Fehlen der größten Anzahl von *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* verantwortlich ist. Es bedarf besonderer physiologischer Anpassungen, daß die Pflanzen bei einem so enormen Überschuß an Kalzium- und Magnesiumionen im Boden eine genügende Menge der anderen Nährionen für ihren Stoffwechsel haben können. Viele *Nardetum*-Arten besitzen keine solchen Anpassungen, sind also aus nährstoffphysiologischen Gründen nicht imstande, auf Karbonatboden zu wachsen und fehlen deshalb im *Seslerietum*.



○ = Beispiele von (entscheidenden) Standortfaktoren-Kombinationen, die für das Fehlen bestimmter Arten an einem der Standorte verantwortlich sind.

Abb. 25 Schematische Darstellung des Ionenmilieus im Karbonatboden als diejenige Faktorenkombination, die allein oder in Kombination mit weiteren Faktoren für das Fehlen der größten Anzahl von *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* verantwortlich ist, sowie der Konkurrenz seitens der *Nardetum*-Arten als derjenige, stets von anderen Faktoren abhängige Faktor, der für das Fehlen der größten Anzahl von *Seslerietum*-Arten im *Nardetum* verantwortlich ist.

* Daß der Konkurrenzfaktor ein immer von den abiotischen Standortbedingungen abhängiger Faktor ist, wurde in dieser Abbildung, der Übersichtlichkeit halber, nicht dargestellt. Ebenso wenig wurde dargestellt, daß das Ionenmilieu eine Kombination verschiedener Faktoren ist.

Die Konkurrenz seitens der *Nardetum*-Arten ist derjenige, stets von anderen Faktoren abhängige Faktor, der für das Fehlen der größten Anzahl von *Seslerietum*-Arten im *Nardetum* verantwortlich ist. Dabei handelt es sich im allgemeinen um Konkurrenz um die Nährstoffe im Boden.

Ökophysiologisch und evolutionistisch kann dieser Sachverhalt wie folgt verstanden werden. Die *Seslerietum*-Arten besitzen im Gegensatz zu den *Nardetum*-treuen Arten die Fähigkeit, im physiologisch extremen Ionenmilieu des Karbonatbodens wachsen zu können. Diese Fähigkeit hindert sie aber nährstoffphysiologisch nicht daran, auch auf dem weniger extremen, mäßig sauren Boden des *Nardetum* zu gedeihen. Im Konkurrenzkampf auf dem Silikatboden sind jedoch viele *Seslerietum*-Arten den *Nardetum*-Arten unterlegen, denn die physiologischen Möglichkeiten der Pflanzen (der Arten) sind beschränkt. Für die meisten Arten ist es physiologisch unmöglich, auf Karbonatboden wachsen zu können und auf dem völlig verschiedenen Silikatboden gleich konkurrenzstark zu sein (z.B. gleich rasch zu wachsen) wie die an diesen Standort angepassten Arten.

H. Anhang

Die Lebensgemeinschaft (nicht die Pflanzengemeinschaft)
kann mit dem Organismus parallelisiert werden;
der Begriff der funktionellen Artengruppe

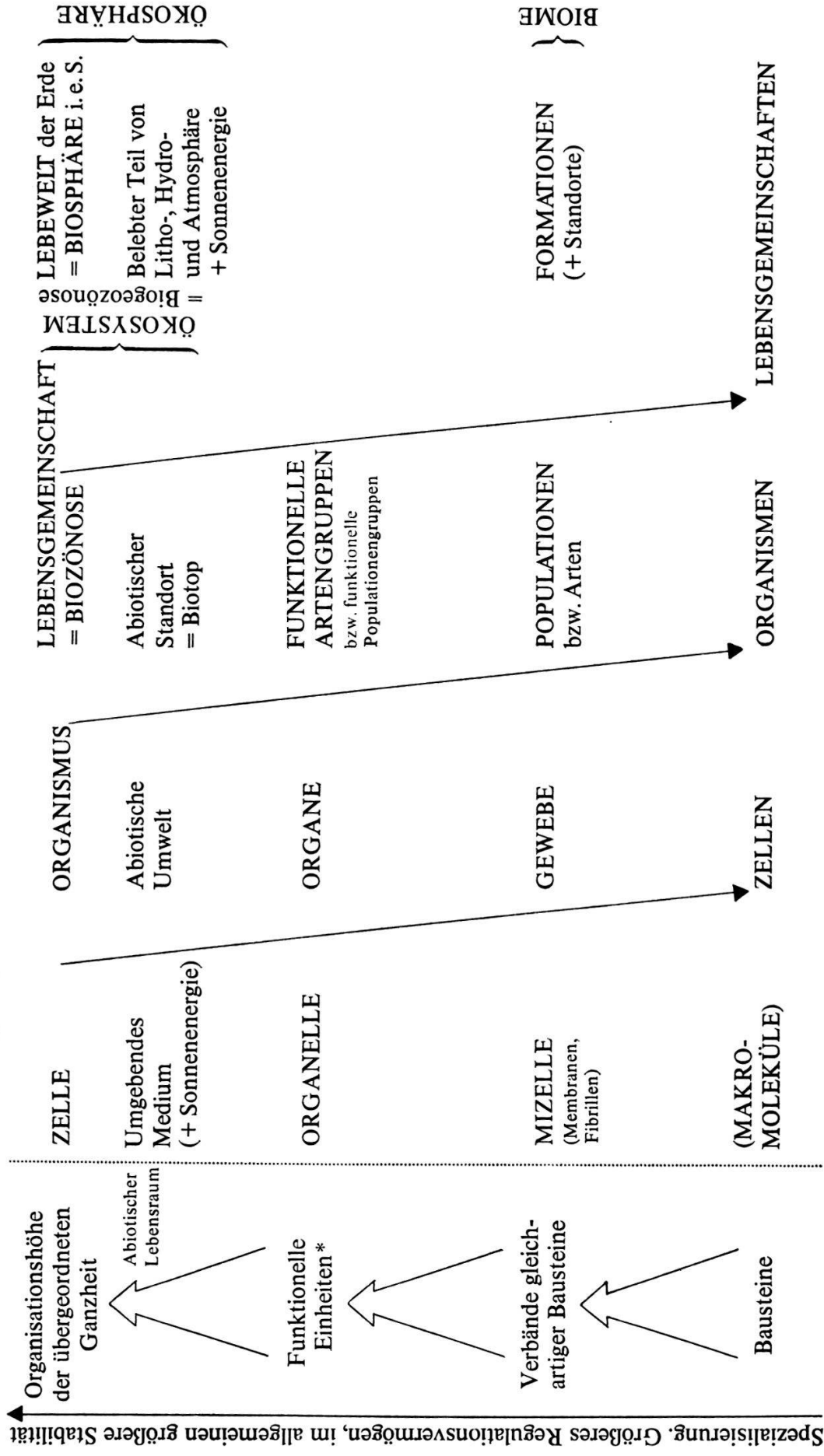
Bei der Ausarbeitung des ökologischen Gesamtüberblickes, vor allem bei der Analyse der Artengarnitur, der Konkurrenz und der Anpassung der Arten an die Standortbedingungen, stellte sich das Problem, das Wesen der Pflanzengemeinschaft zu erfassen.

Die Ansicht vieler älterer Autoren (z. B. CLEMENTS), wonach eine Pflanzengemeinschaft als Organismus (höherer Ordnung) aufzufassen ist, wird heute allgemein aus folgenden Gründen verworfen:

1. Den Pflanzengemeinschaften fehlt «der organismische Charakter, die zentrale Organisation, die Arbeitsteilung usf.» (BRAUN-BLANQUET 1951, S. 1; in der Auflage von 1964 kein präzises Eingehen mehr auf dieses Problem). H. und E. WALTER (1953) drücken diesen Gedanken genauer aus, wenn sie schreiben, «daß die einzelnen Arten innerhalb einer Gesellschaft ihre vollständige Selbständigkeit bewahren, daß also keinerlei direkte Abhängigkeit, geschweige denn soziale Bindung zwischen den Arten besteht. Die Pflanzengesellschaft ist nur eine Kombination von Einzelpflanzen...»
2. Pflanzengemeinschaften können relativ rasch aus den einzelnen Partnern aufgebaut werden. «Eine solche Synthese aus einzelnen Bestandteilen wäre bei Organismen völlig undenkbar» (ELLENBERG 1956).
3. Wirkliche Organismen bringen auch unter abweichenden Bedingungen ähnliche Organismen hervor (ELLENBERG 1956).
4. «... Außerdem handelt es sich bei der Vegetationsentwicklung nicht um eine allmähliche Ausbildung von vornherein angelegter Organe» (ELLENBERG 1956).
5. Eine Pflanzengemeinschaft ist nichts Unteilbares (ELLENBERG 1968).

Beim Versuch, die Pflanzengemeinschaft als Organismus aufzufassen, wird schon von falschen Voraussetzungen ausgegangen. Wenn überhaupt, so kann nur die ganze Lebensgemeinschaft, die Biozönose, als Einheit, als etwas dem Organismus Entsprechendes angesehen werden. HARPER (1967) spricht von der «community» als einem «integrated whole». Wie der Organismus, ernährt sich die Lebensgemeinschaft und scheidet Stoffe (z. B. Dauerhumus) als unbrauchbar aus. Ein weiterer Fehler beim Versuch, Pflanzengemeinschaft und

140 Tabelle 26 Parallelisierung (Analogien) und hierarchischer Aufbau von Lebensgemeinschaft (Biozönose), Organismus und Zelle sowie der gesamten Lebewelt der Erde (Biosphäre)



* Manche funktionelle Einheiten bestehen aus nur einem einzigen Verband gleichartiger Bausteine.

Organismus zu parallelisieren, besteht darin, in den einzelnen Arten (also systematischen Einheiten) funktionelle Einheiten zu sehen. Dieser Fehler rührt von der floristischen und nicht ökologischen Betrachtungsweise der Lebensgemeinschaften her. Eine Parallelisierung von Lebensgemeinschaft und Organismus wird möglich, wenn man die Individuen (Organismen) als den Zellen entsprechend ansieht und demzufolge die Populationen mit den Geweben parallelisiert (vgl. Tab. 26). Sie sind ja beide aus vielen gleichartigen Elementen aufgebaut.

Entscheidend ist, was man bei den Lebensgemeinschaften als den Organen entsprechend ansieht. Organe sind «größere Gewebeverbände mit selbständiger Gestalt und bestimmten, differenzierten Funktionen» (STRASBURGER 1962). Der Versuch, «selbständige Gestalten» mit bestimmten Funktionen in den Pflanzengemeinschaften zu finden, mußte scheitern. Legt man das Schwergewicht bei der Definition des Organs aber auf die Funktion und betrachtet man die ganze Lebensgemeinschaft, so kann man in den funktionellen Artengruppen Analoga zu den Organen finden. Funktionelle Artengruppen (zutreffender aber komplizierter ist der Ausdruck Populationengruppen) sind Gruppen von Arten, die in einer Lebensgemeinschaft dieselbe ökologische Funktion erfüllen. Unter diesem Gesichtspunkt ergibt sich die Parallelisierung von Lebensgemeinschaft und Organismus, die in Tabelle 26 dargestellt ist. Diese Tabelle enthält auch noch die traditionelle Parallelisierung von Organismus und Zelle. Außerdem wird über die Lebensgemeinschaft hinaus in die noch höhere Organisationsstufe der Lebewelt der Erde, die Biosphäre⁹, eine Parallelisierung skizziert. Es ergibt sich eine hierarchische Gliederung der Lebewelt in vier Organisationsstufen. Diese unterscheiden sich grundlegend voneinander, dies sei ausdrücklich betont; und trotzdem können sie miteinander parallelisiert werden. Vielleicht können sogar Erkenntnisse, die auf einer der Organisationsstufen gewonnen wurden, zum Verstehen von Lebensäußerungen auf den anderen Organisationsstufen beitragen. Wichtig ist noch, darauf hinzuweisen, daß die übergeordneten Ganzheiten im allgemeinen keine geschlossenen Systeme sind. So hängt das Leben eines Organismus vom Leben anderer Organismen ab, und auf ein Ökosystem wirken Einflüsse von anderen Ökosystemen ein. Die Glieder der Abbildung 26 stehen miteinander in vielfältigen Beziehungen, welche die Übersicht erschweren. Dies zeigt sich schon in der Vielfalt von Begriffen, die geprägt wurden, um eine Gliederung zu ermöglichen.

Kehren wir nun zur Parallelisierung Lebensgemeinschaft–Organismus und zu den funktionellen Artengruppen zurück. Gruppierungen von Arten gemäß ihrer Funktion wurden schon von vielen Autoren vorgenommen (vgl. z. B. THIENEMANN 1956 und ODUM 1967). Eine schwierige Frage ist die Abgrenzung der funktionellen Gruppen gegeneinander; was ist überhaupt als solche anzusehen?

⁹ Der Begriff «Biosphäre» sollte meines Erachtens nur zur Bezeichnung der Lebewelt der Erde benützt werden. Zusammen mit ihrem abiotischen Lebensraum bildet diese die Ökosphäre. Dieser Begriff wurde wohl von COLE (1958) geprägt, in Anlehnung an «Ökosystem».

Man kann sagen, daß nur jene Artengruppen als funktionell zu bezeichnen sind, bei deren Fehlen die Organisation, der Aufbau der Lebensgemeinschaft direkt oder indirekt grundlegend verändert wird. Wird eine funktionelle Artengruppe aus einer Lebensgemeinschaft entfernt, so verändert sich meist auch die in der Lebensgemeinschaft verbleibende Artengarnitur (siehe unten und vgl. die Ergebnisse von LÜDI 1957, HARPER 1967 u. a.).

Beispiele funktioneller Artengruppen in einem alpinen Rasen sind:

- die grünen Pflanzen als Energierezeptoren, Resorptoren anorganischer Verbindungen und Produzenten organischen Materials
- gewisse Bakterien und Pilze als sogenannte Destruenten des toten organischen Materials, z. B. *Nitrosomonas* und *Nitrobakter* als Oxydatoren der Stickstoffverbindungen im Boden
- die Bodentiere, insbesondere Würmer, mit der Funktion, das Erdreich zu durchmischen und für die Durchwurzelung durch die grünen Pflanzen geeignet zu machen
- die blütenbestäubenden Insekten.

Weitere Beispiele siehe S. 144.

Jede dieser funktionellen Artengruppen muß ernährt werden, und es besteht durchaus eine Arbeitsteilung zwischen ihnen.

Man kann noch viele weitere Analogien zwischen den Organismen mit ihren Organen und den Lebensgemeinschaften mit ihren funktionellen Artengruppen finden. Darauf soll aber nicht hier, sondern in einer späteren Arbeit eingegangen werden. Wie das Organ Haut bei den Tieren verschiedene Funktionen gleichzeitig erfüllt, so gibt es auch bei den Lebensgemeinschaften funktionelle Artengruppen, die gleichzeitig mehrere Funktionen erfüllen, z. B. die grünen Pflanzen. Noch viel mehr als bei den Organismen gibt es bei den Lebensgemeinschaften Elemente, denen offensichtlich keine konkrete Funktion zugesprochen werden kann.

Im folgenden soll kurz darauf eingegangen werden, inwieweit die anfangs erwähnten Einwände gegen eine Parallelisierung von Pflanzengemeinschaft und Organismus gegen eine Parallelisierung von Lebensgemeinschaft und Organismus sprechen.

Einwand eins trifft aus mehreren Gründen nicht zu. Aus dem Gesagten geht bereits hervor, daß zwischen den verschiedenen funktionellen Artengruppen eine Arbeitsteilung besteht. Nach ELLENBERG (1968) ist die Pflanzengemeinschaft keine bloße Kombination von Einzelpflanzen, sondern «mehr als die Summe ihrer Partner und in diesem Sinne eine Ganzheit». Auf Grundlagen von ALVERDES aufbauend, schreibt THIENEMANN (1956, S. 124) hierüber: «... die Eigenschaften des Ganzen erklären sich nicht aus der Summe der Eigenschaften ihrer Glieder, und die Glieder erhalten vom Ganzen her besondere Eigenschaften, die sie verlieren, wenn sie aus dem Ganzen herausgelöst werden.»

Bezüglich der funktionellen Artengruppen ist die Lebensgemeinschaft auch nicht teilbar (gegen Einwand fünf). Werden zum Beispiel die blütenbestäubenden Insekten von einer Wiese ferngehalten, so wird sich die ganze Pflanzendecke wesentlich verändern. Eine völlig neue Lebensgemeinschaft entsteht auch, wenn gewisse Bakterien und Pilze (Destruenten) aus dem Boden entfernt werden.

Zu Einwand vier kann bemerkt werden, daß aus den Angaben von ELLENBERG (1956) herausgelesen werden kann, wie die Entwicklung einer Pflanzengemeinschaft mit der Ausbildung von vorneherein angelegter Organe bei einem Organismus parallelisierbar ist. Er gibt als Ursache der Gesellschaftsbildung die Flora des Gebietes an (loc.cit. S. 110; vgl. auch JENNY 1958). In der Flora sind die einzelnen Arten als Anlagen für die betreffende Lebensgemeinschaft vorhanden, oft als Samen (latent vorhandene Samen, nach ELLENBERG) schon an Ort und Stelle. Ob sie sich entwickeln, hängt von den Standortbedingungen und der Zeit ab.

Gegen Einwand drei kann bemerkt werden, daß unter ähnlichen (abiotischen) Bedingungen durchaus Lebensgemeinschaften mit ähnlichem Aufbau entstehen. Hierauf beruht die gesamte Standortskartierung mit Hilfe ökologischer Artengruppen.

Kurz sollen noch die Zusammenhänge zwischen den ökologischen Gruppen und den funktionellen Artengruppen besprochen werden. Ökologische Gruppen sind Gruppen von Arten, «die in ihrer ökologischen Konstitution, also in ihren Beziehungen zu den wichtigsten Standortsfaktoren, annähernd übereinstimmen» (ELLENBERG 1956). Es werden hier also die statischen Beziehungen zu den Standortsfaktoren betrachtet, während bei den funktionellen Artengruppen die Funktion in der Lebensgemeinschaft im Vordergrund steht. Zwischen beiden Gruppierungen herrschen enge Beziehungen; die ökologischen Gruppen können als feinere Unterteilung der funktionellen Artengruppen aufgefaßt werden.

Lebensgemeinschaft und Organismus unterscheiden sich darin, daß die Lebensgemeinschaft experimentell aus den einzelnen Arten aufgebaut werden kann. Dies hängt damit zusammen, daß ganz allgemein bei den Lebensgemeinschaften die Regulationsfähigkeit bei Störungen viel stärker entwickelt ist als bei den Organismen. Diese Tatsache und die daraus resultierende größere Stabilität der Lebensgemeinschaften hängen mit der oft sehr großen Anzahl Arten, aus denen die einzelnen funktionellen Artengruppen bestehen, zusammen. Wird nämlich eine Art durch die Veränderung eines Standortsfaktors eliminiert, so hat es viele andere Arten, die dieselbe Funktion besitzen und sie auch unter den veränderten Bedingungen erfüllen. Die Fortdauer der Lebensgemeinschaft ist somit gewährleistet. Hier kann erwähnt werden, daß Lebensgemeinschaften, wie sie für Raumkapseln geplant sind, wegen der zu kleinen Artenzahl nur eine geringe Regulationsfähigkeit besitzen, also instabil sind und nach wenigen Wochen zusammenbrechen.

Abschließend werden in einer Übersicht einige funktionelle Artengruppen des *Nardetum* und des *Seslerietum* zusammengestellt:

Lebensgemeinschaft	<i>Nardetum</i>	<i>Seslerietum</i>
<i>Funktionelle Artengruppen</i> übereinstimmend in beiden Lebensgemeinschaften	<ul style="list-style-type: none"> – Grüne Pflanzen als Energierezeptoren, Resorptoren anorganischen Materials und Produzenten organischen Materials – Gewisse freilebende und symbiontische Mikroorganismen als Stickstofffixierer – Bakterien und Pilze als sogenannte Destruenten – Bodentiere mit der Funktion, den Boden zu durchmischen und für die Bodenmikroflora und die Durchwurzelung durch die grünen Pflanzen geeignet zu machen – Blütenbestäubende Insekten – Insekten und andere Tiere als Verbreitungsvektoren für Samen 	
vorwiegend in nur einer der Lebensgemeinschaften	<ul style="list-style-type: none"> – Weidetiere (Murmeltiere, Schafe, Rinder) beeinflussen Ökologie und Arten-garnitur stark – Mykorrhiza bei gewissen höheren Pflanzen für die Nährstoffaufnahme uner-läßlich 	<ul style="list-style-type: none"> – Schuttstauende Pflanzen – Nitrifizierende Bakterien

Die sehr interessanten Zusammenhänge zwischen Evolution und Diversifikation (Spezialisierung) in Pflanzengemeinschaften haben WHITTAKER (1969), zum Teil auch HARPER (1967) bearbeitet.

Mit dieser Betrachtungsweise können längst nicht alle Strukturen und Funktionen in einer Lebensgemeinschaft erklärt werden. Der eine Grund hierfür ist, daß wir Menschen mit unserer anthropomorphen Betrachtungsweise die Bedeutung vieler Strukturen und Funktionen nicht verstehen oder nicht einmal errahnen können; der andere Grund ist, daß viele Erscheinungsformen wohl gar keine unmittelbare physiologische Bedeutung haben. Die oben angewendete Betrachtungsweise ist einseitig schematisierend; trotzdem kann sie wichtige Einblicke in das Wesen der Lebensgemeinschaften und ganz allgemein in das Wesen des Lebendigen vermitteln.

Als Ausblick mag hier angedeutet werden, daß die philosophischen und anderen Implikationen, die sich ergeben, wenn die gesamte Lebewelt der Erde konkret als biologischer Organismus mit begrenztem Lebensraum, begrenzten anorganischen Lebensgrundlagen, begrenzten Energiequellen und, was die höheren Lebewesen betrifft, in kurzen Zeitabschnitten nur begrenzten Möglichkeiten der biologischen Evolution betrachtet wird, nicht nur für eine Erforschung lohnend, sondern sehr weitreichend und wichtig sind.

Zusammenfassung

In der Umgebung von Davos wurden in den Jahren 1966–1970 alpine Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden vergleichend ökologisch untersucht. Mit *Nardus stricta*, *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Sieversia montana*, *Scabiosa lucida*, *Gentiana kochiana*, *G. clusii* und einigen anderen Arten wurden auf dem Strelaberg (2355 m) oberhalb Davos und in Birmensdorf bei Zürich Keim-, Verpflanzungs- und Konkurrenzversuche durchgeführt.

Im Kapitel «Grundlagen» (S. 12) werden die Begriffe «entscheidende», «unabhängige» und «unmittelbar wirkende Standortsfaktoren» diskutiert. Die Konkurrenz und die Durchführung und Interpretation von Konkurrenzversuchen werden auf den Seiten 16–24 besprochen. Es wird vorgeschlagen, klar zu unterscheiden zwischen dem Konkurrenzfaktor (= einer der biotischen Standortsfaktoren) und der Konkurrenzbeziehung (= eine der gesellschaftlichen Beziehungen, die zwischen Organismen oder Gruppen von Organismen bestehen können).

Im Anhang (S. 139–144 und Tab. 26) wird auf Analogien zwischen Organismen und Lebensgemeinschaften (nicht Pflanzengemeinschaften) hingewiesen. Als analog zu den Organen werden bei den Lebensgemeinschaften die funktionellen Artengruppen angesehen.

Der Vergleich von Silikat- und Karbonatvegetation wurde an 13 Paaren von standörtlich einander möglichst genau entsprechenden Probestellen durchgeführt. Dabei handelte es sich auf Silikat um die homogenen, 90% des Bodens deckenden, 5–10 cm hohen Rasen des *Nardetum alpinum* und des *Festucetum halleri* (in der Arbeit gesamthaft als *Nardetum* bezeichnet). Auf Karbonat wurden die 10–15 cm hohen, durchschnittlich nur 30% des Bodens deckenden Treppenrasen des *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*Seslerietum*) untersucht. In diesen ist die Vegetation fast ausschließlich auf die Stirnflächen der Treppen beschränkt, wo sie Deckungswerte von 95% erreicht. Das *Nardetum* stockt im allgemeinen auf einer alpinen Rasenbraunerde (Muttergestein: Gneise oder saure Schiefer), das *Seslerietum* auf einer flachgründigen Kalk- oder Dolomitrendzina.

Ergebnisse:

1. Auf und in vegetationsfreiem Karbonatboden sind die Temperaturmaxima und die exponentiellen Temperaturmittel (eT) wesentlich höher als in entsprechendem Silikatboden, wofür vor allem der verschiedene Wassergehalt verantwortlich ist. An vegetationsbedeckten Stellen sind die Temperaturmaxima und eT auf Karbonat jedoch weniger hoch als auf Silikat, weil die Vegetation auf Karbonat, wo vorhanden, höher und dichter ist (S. 56–66).

2. Die Wassergehalte des Silikatbodens sind im allgemeinen wesentlich höher als die des Karbonatbodens. In den Desorptionskurven von unter Vegetation entnommenen Feinerdeproben bestehen zwischen Silikat und Karbonat keine wesentlichen Unterschiede. Wegen des viel größeren Skelettgehaltes, der geringeren Gründigkeit und der übermäßigen Durchlässigkeit sind die Pflanzen auf Karbonat aber trotzdem viel schlechter mit Wasser versorgt als auf Silikat (S. 66–71).

3. Die Abbildungen 8 und 9 geben eine Übersicht über chemische Bodeneigenschaften (S. 71–81). Bemerkenswert ist:

a. Der Karbonatgehalt der *Seslerietum*-Böden beträgt zwischen 2 und 70%. Offenbar ist für die Ausbildung des *Seslerietum* nur (und wohl nur indirekt) wesentlich, ob Karbonat vorhanden ist oder nicht; die Menge spielt oberhalb eines bestimmten Schwellenwertes keine wesentliche Rolle (S. 72–73).

- b. Der pH(H₂O)-Wert der **Karbonatböden** beträgt 6,8–7,5, der der Silikatböden 4,7–5,6; diese sind somit nicht so sauer, daß nur ausgesprochen «azidophile» Arten auf ihnen wachsen können (z.B. keine Aluminiumvergiftung) (S. 73, 78 und 80).
- c. Im Gehalt an leicht aufnehmbarem Phosphat unterscheiden sich die Silikat- und Karbonatböden nicht wesentlich (S. 78).
- d. Der Gehalt an leicht aufnehmbarem Kalium und die Kaliumreserve sind in den Silikatböden 1,5–2mal größer als in den Karbonatböden (S. 79).
- e. Im Gehalt an austauschbarem Kalium und Natrium bestehen geringe, statistisch gesicherte Unterschiede zwischen den beiden Bodentypen. Der Gehalt der Karbonatböden an austauschbarem Kalzium ist 10–20mal, der an austauschbarem Magnesium 5- bis 10mal so groß wie der der Silikatböden; die Kationen-Umtauschkapazität ist etwa anderthalbmal so groß (S. 79).
- f. Der Basensättigungsgrad beträgt bei den Silikatböden 2–18%, bei den Karbonatböden 71–100% (S. 80).

4. In den Silikatböden wird vor allem Ammonium (~10 kg N/ha · Jahr) aus dem Stickstoffkreislauf angeliefert, in den Karbonatböden ausschließlich Nitrat (~20 kg N/ha · Jahr). Kulturversuche mit adulten Individuen 7 verschiedener Arten mit reiner Ammonium- bzw. Nitratdüngung zeigten keine eindeutige Wirkung der Stickstoffform auf das Wachstum (S. 78 und 121–124).

5. In Keimversuchen mit 15 Arten im Labor und in Blumentöpfen im Freien konnten keine wesentlichen Unterschiede zwischen der Keimungsrate auf Silikat- und der auf Karbonatboden festgestellt werden; am Standort dürften aber solche eintreten (Trockenheit, Solifluktion). In der Entwicklung der Jungpflanzen wurden wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Böden festgestellt (S. 86–91).

6. Verpflanzungsversuche ergaben, daß *Nardus stricta* noch nach drei Jahren an konkurrenzfreien Stellen im *Seslerietum* lebte, jedoch geschwächt war und nicht blühte. *Sesleria coerulea* gedieh an konkurrenzfreien Stellen im *Nardetum* ± normal, und 50% der verpflanzten Individuen blühten im dritten Jahr (S. 91).

7. Kulturversuche auf Silikat- und Karbonatböden deuten darauf hin, daß die *Nardetum*-Art *Gentiana kochiana* nicht auf Karbonatboden, die *Seslerietum*-Art *G. clusii* nur schlecht auf Silikatboden gedeihen können. Die *Seslerietum*-Arten *Minuartia verna* und *Erica carnea* (Gartenform) gedeihen auf beiden Böden ± normal (S. 119–121).

8. *Carex sempervirens* ist in beiden Pflanzengesellschaften eine wichtige Art. Kulturversuche zeigten, daß es sich dabei um verschiedene edaphische Ökotypen handelt (S. 116).

9. Vier wichtige Arten wurden in Reinkultur und in Mischkultur auf Silikat- und Karbonatboden mit Ammonium- oder Nitratdüngung (vgl. Punkt 4) kultiviert. Es zeigte sich, daß in Reinkultur die *Seslerietum*-Arten *Sesleria coerulea* und *Scabiosa lucida* auf beiden Böden gedeihen. Die *Nardetum*-Arten *Nardus stricta* und *Sieversia montana* gedeihen auf Karbonatboden schlecht und sterben langsam ab. Die Mischkulturen ergaben, daß auf dem Silikatboden *Sesleria* von *Nardus* und *Scabiosa* von *Sieversia* durch den Konkurrenzfaktor rasch eliminiert werden. Dies ist in sogenannten Ersetzungsdiagrammen und mit den relativen Verdrängungskoeffizienten nach DE WIT dargestellt (vgl. S. 93–115 und Abb. 11–22).

10. Die Arten, die in der Vegetationstabelle (Tab. 6) eine Stetigkeit von ≥ 11% haben, wurden auf Grund der Experimente, Beobachtungen in der Natur und Literaturangaben wie folgt ökologisch gruppiert (S. 131–135):

69 Arten kommen im *Nardetum* vor:

23 davon können auf Karbonatboden nicht wachsen, wofür wohl vor allem der Bodenchemismus und die Wasserversorgung verantwortlich sind.

7 weitere Arten kommen auch auf Karbonat, aber nicht im *Seslerietum* vor, wofür wohl vor allem der Konkurrenzfaktor verantwortlich ist. Mindestens vier dieser Arten sind polymorph.

66 Arten kommen im *Seslerietum* vor:

7 davon können auf Silikatboden nicht wachsen, wofür der Bodenchemismus verantwortlich ist. Alle diese Arten haben im *Caricetum firmae* ihren Verbreitungsschwerpunkt.

22 weitere Arten kommen auch auf Silikat, aber nicht im *Nardetum* vor, wofür vor allem der Konkurrenzfaktor verantwortlich ist. Mindestens drei dieser Arten sind polymorph.

30 der erwähnten Arten kommen sowohl im *Nardetum* als auch im *Seslerietum* vor. Mindestens zehn davon sind polymorph.

Bei einigen der 17 polymorphen Arten handelt es sich auf den beiden Substraten um verschiedene edaphische Ökotypen (S. 134).

11. Ein ökologischer Gesamtüberblick zeigt, daß der Karbonatboden als weitverbreiteter Extremstandort zu betrachten ist. Es wird erklärt, warum die Produktivität des *Seslerietum* größer ist als die des *Nardetum*. Abbildung 24 gibt eine Übersicht über entscheidende unabhängige und entscheidende unmittelbar wirkende Standortsfaktoren, das Wirkungsnetz zwischen ihnen sowie abhängige biotische Standortsfaktoren des *Nardetum* und des *Seslerietum* (S. 126–131).

12. Die Frage nach der Hauptursache für den floristischen Unterschied zwischen dem *Nardetum* und dem *Seslerietum* wird wie folgt beantwortet:

Das Ionenmilieu im Karbonatboden ist diejenige Faktorenkombination, die allein oder in Kombination mit weiteren Faktoren für das Fehlen der größten Anzahl von *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* verantwortlich ist.

Die Konkurrenz seitens der *Nardetum*-Arten ist derjenige stets von anderen Faktoren abhängige Faktor, der für das Fehlen der größten Anzahl von *Seslerietum*-Arten im *Nardetum* verantwortlich ist (S. 135–138 und Abb. 25).

Résumé

Comparaison de pelouses alpines sur sol siliceux et sur sol calcaire;
expériences de compétition et recherches écologiques dans le *Nardetum* et le *Seslerietum*
près de Davos, Suisse

Des recherches écologiques comparant les pelouses sur sol siliceux d'une part et sur sol calcaire d'autre part furent effectuées entre 1966 et 1970 dans la région de Davos. Avec *Nardus stricta*, *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Sieversia montana*, *Scabiosa lucida*, *Gentiana kochiana*, *G. clusii* ainsi que quelques autres espèces, des expériences de germination, de transplantation et de compétition furent faites sur le Strelaberg (2355 m) près de Davos et à Birmensdorf près de Zurich.

Dans le chapitre «Grundlagen» (p. 12) sont discutés les termes «facteur d'environnement décisif», «indépendant» et «facteur influençant immédiatement les plantes». La compétition ainsi que l'exécution et l'interprétation de recherches de compétition sont traitées aux pages 16 à 24. Il est proposé d'établir une distinction claire entre la compétition en tant que facteur (= un des facteurs d'environnement biotiques) et la relation de compétition (= une des relations sociales qui peuvent exister entre des organismes ou entre des groupes d'organismes).

Dans l'appendice sont mentionnées des analogies entre organismes et biocénoses (non pas les phytocénoses). Dans les biocénoses, les groupes d'espèces fonctionnels sont considérés analogues aux organes dans les organismes (p. 139 à 144).

La comparaison entre la végétation sur sol siliceux et celle sur sol calcaire fut effectuée sur 13 paires de placettes aussi analogues que possible. Sur sol siliceux il s'agissait des pelouses homogènes du *Nardetum alpigenum* et du *Festucetum halleri* (nommés *Nardetum* dans le présent travail) couvrant 90% du sol et hautes de 5 à 10 cm; sur sol calcaire furent examinées les pelouses terrassées du *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*Seslerietum*), hautes de 10 à 15 cm et couvrant en moyenne environ 30% du sol. Dans ce type, seules les surfaces frontales des terrasses sont recouvertes de végétation, ceci jusqu'à 95%. Le *Nardetum* pousse en général sur une terre brune alpine (roche mère: gneiss ou schistes acides), le *Seslerietum* sur une rendzine peu profonde (roche mère: calcaire ou dolomie).

Résultats:

1. Sur et dans les sols calcaires sans végétation, les températures maximales et les moyennes exponentielles des températures (eT) sont nettement plus élevées que celles des sols siliceux correspondants, les différents teneurs en eau en étant la cause. Aux endroits recouverts de végétation, les températures maximales et les eT sont moins élevées sur le calcaire que sur la silice, car, là où elle est présente, la végétation sur le calcaire est plus haute et plus dense (p. 56 à 66).

2. Les teneurs en eau des sols siliceux sont en général nettement plus élevées que celles des sols calcaires. Les courbes de désorption d'échantillons de terre fine pris sous la végétation ne révèlent pas de différences entre la silice et le calcaire. Toutefois, en raison de la proportion plus élevée de pierres, du peu de profondeur et de la perméabilité excessive, les plantes sont moins bien pourvues en eau sur le calcaire que sur la silice (p. 66 à 71).

3. Les figures 8 et 9 donnent une vue d'ensemble de quelques propriétés chimiques des sols (p. 76). On remarquera que:

a. la teneur en carbonate des sols du *Seslerietum* est de 2 à 70%. Apparemment seule la présence ou non du carbonate détermine (probablement de manière indirecte) la formation du *Seslerietum*; la quantité ne joue pas un rôle décisif au-dessus d'un certain seuil (p. 72).

- b. le pH(H₂O) des sols calcaires varie entre 6,8 et 7,5, celui des sols siliceux entre 4,7 et 5,6 ; ceux-ci ne sont donc pas assez acides pour que seules des espèces strictement «acidophiles» puissent y pousser (p.ex. pas de toxicité de l'aluminium) (p. 73 et 80).
- c. la teneur en phosphate facilement assimilable est environ la même dans les deux types de sol (p. 78).
- d. la teneur en potassium facilement assimilable et la réserve en potassium sont 1,5 à 2 fois plus élevées dans les sols siliceux que dans les sols calcaires (p. 79).
- e. les teneurs en potassium et en sodium échangeables diffèrent peu mais significativement d'un type de sol à l'autre. La teneur des sols calcaires en calcium échangeable est 10 à 20 fois, celle en magnésium échangeable 5 à 10 fois plus élevée que celle des sols siliceux. La capacité d'échange de cations est supérieure de moitié (p. 79).
- f. le degré de saturation de bases atteint 2 à 18% dans les sols siliceux et 71 à 100% dans les sols calcaires (p. 80).

4. Le cycle de l'azote produit surtout de l'ammonium (~10 kg N/ha · année) dans les sols siliceux et exclusivement du nitrate dans les sols calcaires (~20 kg N/ha · année). Des expériences de culture avec 7 espèces engraisées avec de l'ammonium ou du nitrate ne montrèrent pas d'effet clair de la forme de l'azote sur la croissance (p. 71 et p. 121).

5. Des expériences de germination faites avec 15 espèces en laboratoire et en pots à l'air libre ne montrèrent pas de différences notables entre les proportions de germination sur les deux sols ; de telles différences sont cependant probables dans l'environnement naturel (sécheresse, solifluction). Le développement des jeunes plantes différait nettement d'un sol à l'autre (p. 86 à 91).

6. Des essais de transplantation montrèrent que *Nardus stricta* vivait encore 3 ans après à des endroits sans compétition du *Seslerietum*, mais fortement affaibli et sans fleurs. *Sesleria coerulea* prospérait ± normalement à des endroits sans compétition du *Nardetum*, et 50% des individus transplantés fleurissaient la troisième année (p. 91).

7. Des cultures sur sol siliceux et calcaire indiquent que l'espèce du *Nardetum* *Gentiana kochiana* ne peut pas pousser sur le dernier, et que l'espèce du *Seslerietum* *G.clusii* ne pousse que très mal sur sol siliceux. Les espèces du *Seslerietum* *Minuartia verna* et *Erica carnea* (forme cultivée) poussent ± normalement sur les deux sols (p. 119–121).

8. *Carex sempervirens* est une espèce importante dans les deux communautés végétales ; des expériences de culture indiquent qu'il s'agit d'écotypes édaphiques différents (p. 116).

9. Quatre espèces importantes furent cultivées en monoculture et en culture mixte sur sol siliceux et sol calcaire engraisés avec de l'ammonium ou du nitrate (voir point 4). En monoculture, les espèces du *Seslerietum* *Sesleria coerulea* et *Scabiosa lucida* poussèrent bien sur les deux sols. Les espèces du *Nardetum* *Nardus stricta* et *Sieversia montana* poussèrent mal sur le sol calcaire et dépérèrent lentement. Les cultures mixtes montrèrent que, sur sol siliceux, *Sesleria* est éliminée plus ou moins rapidement par *Nardus* et *Scabiosa* par *Sieversia* en raison de la compétition. Ceci est représenté dans les diagrammes de remplacement et avec les coefficients relatifs de répression proposés par DE WIT (p. 93 à 115 et fig. 11 à 22).

10. Sur la base de ces expériences, d'observations dans la nature et de données dans la littérature, les espèces qui dans le tableau des relevés (tableau 6) atteignent une constance de ≥ 11% furent groupées écologiquement comme suit :

69 espèces se trouvent dans le *Nardetum* :

23 d'entre elles ne peuvent pas pousser sur sols calcaires. Les conditions chimiques du sol, et l'approvisionnement en eau pourraient en être responsables.

7 autres espèces se trouvent aussi sur sols calcaires, mais pas dans le *Seslerietum*, probablement surtout en raison de la compétition. Au moins quatre de ces espèces sont polymorphes.

66 espèces se trouvent dans le *Seslerietum*:

7 d'entre elles ne peuvent pas pousser sur sol siliceux, ceci en raison de facteurs chimiques du sol. Toutes ces espèces ont leur centre de distribution dans le *Caricetum firmae*.

22 autres espèces se trouvent aussi sur sols siliceux, mais pas dans le *Nardetum*, ceci surtout en raison de la compétition. Au moins trois de ces espèces sont polymorphes.

30 des espèces mentionnées se trouvent aussi bien dans le *Nardetum* que dans le *Seslerietum*.

Au moins dix d'entre elles sont polymorphes.

Quelques-unes des 17 espèces polymorphes se présentent sur les deux substrats sous différents écotypes édaphiques (p. 131 à 135).

11. Un aperçu écologique général montre que le sol calcaire doit être considéré comme une station extrême très répandue.

On explique pourquoi la productivité du *Seslerietum* est plus grande que celle du *Nardetum*.

La figure 24 donne une vue d'ensemble de facteurs d'environnement décisifs indépendants, de facteurs influençant immédiatement les plantes, des interdépendances entre ces facteurs, ainsi que de facteurs biotiques dépendants dans le *Nardetum* et le *Seslerietum* (p. 126 à 131).

12. A la question des raisons principales responsables de la différence floristique entre le *Nardetum* et le *Seslerietum* est répondu comme suit:

Le milieu ionique dans le sol calcaire est la combinaison de facteurs qui, seule ou en combinaison avec d'autres facteurs, est responsable de l'absence du plus grand nombre d'espèces du *Nardetum* dans le *Seslerietum*.

La compétition de la part des espèces du *Nardetum* est le facteur, toujours dépendant d'autres facteurs, qui est responsable de l'absence du plus grand nombre d'espèces du *Seslerietum* dans le *Nardetum* (p. 135 à 138 et fig. 25).

Summary

Comparison of alpine meadows on siliceous and on calcareous soils;
competition experiments and ecological investigations in the *Nardetum* and the *Seslerietum*
near Davos, Switzerland

From 1966 to 1970 alpine meadows on siliceous and on calcareous soils were compared ecologically in the region of Davos. On the Strelaberg (2355 m) near Davos and at Birmensdorf near Zurich germination, transplant and competition experiments were carried out with *Nardus stricta*, *Sesleria coerulea*, *Carex sempervirens*, *Sieversia montana*, *Scabiosa lucida*, *Gentiana kochiana*, *G. clusii* and some others.

In the chapter "Grundlagen" (p. 12) the terms "decisive" and "independent environmental factors" as well as "environmental factor immediately effective on the plant" are discussed. Competition and the design and interpretation of competition experiments are dealt with on p. 16 to p. 24. It is suggested that a clear distinction be made between the competition factor (= one of the biotic environmental factors) and the competition relationship (= one of the relationships that can exist between organisms or groups of organisms).

In the appendix analogies between organisms and biocoenoses (not phytocoenoses) are mentioned. In the biocoenoses the functional groups of species are considered analogous to the organs in an organism. (p. 139–144).

The comparison between the vegetation on siliceous soil and that on calcareous soil was carried out on 13 pairs of plots having environments as identical as possible. On the siliceous soil homogenous meadows of *Nardetum alpigenum* and *Festucetum halleri* (called together *Nardetum* in this paper) occur, which cover 90% of the soil and which are 5 to 10 cm high. On the calcareous soil the terraced meadows of the *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*Seslerietum*) were examined, which on the average cover only 30% of the soil and are 10 to 15 cm high. In this type the vegetation is limited almost exclusively to the frontal surfaces of the terraces, which are covered to 95%. The *Nardetum* grows in general on an alpine meadow brown-earth (parent rock: gneiss or acid schists), the *Seslerietum* on a shallow calcareous or dolomitic rendzina.

Results:

1. On and in unvegetated calcareous soil the temperature maxima and the exponential mean temperatures (eT) are considerably higher than in the corresponding siliceous soil, the difference in the water content being responsible for this. At the places that are covered with vegetation, however, the maxima and eT are lower in the calcareous than in the siliceous soil, because, where it occurs, vegetation is taller and denser on calcareous soil (p. 56–66).

2. The water content is in general considerably higher in the siliceous than in the calcareous soil. The water potential curves of samples of the fine soil fraction taken under vegetation do not differ significantly between soil types. Nevertheless, because of its high stone content, shallowness and greater permeability the calcareous soil is more xeric than the siliceous soil (p. 66–71).

3. Figures 8 and 9 give a survey of some soil chemical properties. The following points are noteworthy:

a. The carbonate content of the *Seslerietum*-soils is between 2 and 70%. Apparently carbonate plays no important and probably only an indirect role for the formation of the *Seslerietum*, if the content in the soil is above a certain minimum level (p. 72).

- b. The pH(H₂O) of the calcareous soils is between 6.8 and 7.5, that of siliceous between 4.7 and 5.6. Thus these are not so acid that only strictly "acidophilous" species can grow on them (e.g. no aluminium toxicity) (p. 73 and 80).
- c. The content of readily available phosphate is approximately the same in the two soil types (p. 78).
- d. The content of readily available and reserve potassium are about twice as high in the siliceous than in the calcareous soils (p. 79).
- e. Slight but statistically significant differences exist between the two soil types in the contents of exchangeable potassium and sodium. In the calcareous soils the exchangeable calcium content is 10 to 20 times higher and the exchangeable magnesium content 5 to 10 times higher than in the siliceous soils. The cation exchange capacity is about 1.5 times higher (p. 79).
- f. The base saturation of the siliceous soils is 2 to 18% and that of the calcareous soils 71 to 100% (p. 80).

4. In the siliceous soils the nitrogen cycle produces mainly ammonium (~10 kg/ha · year), while in the calcareous soils nitrate is produced exclusively (~20 kg/ha · year). Experiments with 7 species fertilized with ammonium or nitrate showed no clear effect of the nitrogen form on growth (p. 78 and p. 121).

5. Germination experiments performed with 15 species in the laboratory and in pots in the field showed no substantial difference between the germination rates on siliceous and on calcareous soil; however, such differences probably exist in the natural environment (drought, solifluction). In the development of young plants considerable differences were noted between the two soils (p. 86–91).

6. Transplant experiments in nature showed that *Nardus stricta* survived on calcareous soil after a period of three years without competition from the *Seslerietum*-species, but with reduced vitality and without flowering. *Sesleria coerulea* grew ± normally on *Nardetum*-soil without competition, and 50% of the transplanted individuals flowered in the third year (p. 91).

7. Cultivation experiments on siliceous and on calcareous soils show that the *Nardetum*-species *Gentiana kochiana* can not grow on calcareous soil and that the *Seslerietum*-species *G. clusii* grows poorly on siliceous soil. The *Seslerietum*-species *Minuartia verna* and *Erica carnea* (garden form) grow ± normally on both soils (p. 119–121).

8. *Carex sempervirens* is an important species in both plant communities studied. Cultivation experiments indicate that there is an ecotypic edaphic differentiation (p. 116).

9. Four important species were cultivated in monoculture and in mixed culture on siliceous and on calcareous soils fertilized with ammonium or nitrate (see point 4). It is shown that in monoculture the *Seslerietum*-species *Sesleria coerulea* and *Scabiosa lucida* can grow on both soils. The *Nardetum*-species *Nardus stricta* and *Sieversia montana* grow poorly on calcareous soil and eventually die. In mixed culture on siliceous soil *Sesleria* is eliminated rapidly by *Nardus* and *Scabiosa* is eliminated by *Sieversia*, owing to the competition factor. This is shown by the replacement diagrams and by the relative crowding coefficients of DE WIT (p. 93–115 and fig. 11–22).

10. On the basis of these experiments, observations in nature, and published data, the species which in the vegetation table (table 6) have a constancy of $\geq 11\%$ were grouped as follows:

69 species grow in the *Nardetum*:

23 of these cannot grow on calcareous soil; the reasons for this are probably the chemical nature of the soil and the water supply.

7 other species grow on calcareous soil as well but not in the *Seslerietum*, the main reason for this is probably the competition factor. At least 4 of these species are polymorphic.

66 species grow in the *Seslerietum*:

7 of these cannot grow on siliceous soil; the reason for this is the chemical nature of the soil. All these species have their distribution center in the *Caricetum firmae*.

22 other species grow on siliceous soil as well but not in the *Nardetum*; the main reason for this is the competition factor. At least 3 of these species are polymorphic.

30 of the species mentioned grow both in the *Nardetum* and in the *Seslerietum*. At least 10 of these species are polymorphic.

Some of the 17 polymorphic species have different edaphic ecotypes on the two substrats (p. 131–135).

11. An ecological survey shows that the calcareous soil should be considered a widely distributed extreme habitat.

An explanation is provided for the greater productivity of the *Seslerietum* than of the *Nardetum*.

Figure 24 shows the decisive independent environmental factors, factors immediately effective on the plant, the web of interrelationships between these two kinds of factors, and the dependent biotic factors of the *Nardetum* and the *Seslerietum* (p. 126–131).

12. The question: “Which is the main reason for the floristic difference between the *Nardetum* and the *Seslerietum*?” is answered as follows:

The unbalanced ratio between the different ions in the calcareous soil is the combination of factors which, alone or in combination with other factors is responsible for the absence of the greatest number of *Nardetum*-species from the *Seslerietum*.

The competition from the *Nardetum*-species is the factor, always dependent upon other factors, which is responsible for the absence of the greatest number of *Seslerietum*-species from the *Nardetum* (p. 135–138).

Literatur

- ALBRECHT, J., 1969: Soziologische und ökologische Untersuchungen alpiner Rasengesellschaften insbesondere an Standorten auf Kalk-Silikat-Gesteinen. Diss. Botanicae 5, Lehre, 91 S.
- ANTONIETTI, A., 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del Cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 44, 81–226.
- ARRHENIUS, O., 1926: Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum. Leipzig, 148 S.
- BACH, R., 1950: Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden (Humuskarbonatböden und Rendzinen). Ber. Schweiz. Bot. Ges. 60, 51–152.
- 1966: Die Böden in «Durch den Schweizerischen Nationalpark». Komm. Wiss. Erforsch. d. Nationalparks 42–52.
- BERTSCH, K., 1959: Moosflora von Südwestdeutschland. 2. Aufl., Stuttgart, 234 S.
- BINZ, A., und A. BECHERER, 1961: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. 10. Aufl., Basel, 390 S.
- BOGNER, W., 1968: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht. 18, 3–45.
- und H. DIETERICH, 1968: Weitere Kulturversuche mit variiertem Stickstoff-Form und abgestufter Azidität. Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht. 18, 46–58.
- BORNKAMM, R., 1963: Erscheinung von Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 34, 83–106.
- BRADSHAW, A. D., 1969: An ecologist's viewpoint. Symp. Brit. Ecol. Soc. 9, 415–427. Oxford und Edinburgh.
- R. W. LODGE, D. JOWETT und M. J. CHADWICK, 1960: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. II. pH and Calcium level. J. Ecol. 48, 143–150.
- M. J. CHADWICK, D. JOWETT, R. W. LODGE und R. W. SNAYDON, 1960: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. III. Phosphate level. J. Ecol. 48, 631–637.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1948–1950: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätens. Vegetatio 1, 29–41, 129–146, 285–316; 2, 20–37, 214–237, 341–360.
- 1951 und 1964: Pflanzensoziologie, 2. Aufl., Wien, 631 S.; 1964, 3. Aufl., Wien, 865 S.
- 1969: Die Pflanzengesellschaften der rätschen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. Chur. 1. Teil, 100 S.
- und H. JENNY, 1926: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 63, 183–349.
- und E. RÜBEL, 1932–1936: Flora von Graubünden. Veröff. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich, 7, 1695 S.
- CADISCH, J., et al., 1929: Geologische Karte von Mittelbünden 1 : 25000, Blatt B, Davos. Beitr. Geol. Karte Schweiz, N. F. 49.
- CAPUTA, J., 1948: Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. Diss. ETH Zürich, 127 S.
- CAVERS, P. B., und J. L. HARPER, 1967: Studies in the dynamics of plant populations. I. J. Ecol. 55, 59–71.

- CLYMO, R.S., 1962: An experimental approach to part of the calcicole problem. *J.Ecol.* 50, 707–731.
- COLE, L.C., 1958: The Ecosphere. *Sci. Amer.* 198, H.4 83–92.
- CONWAY, E.J., 1962: Microdiffusion analysis and volumetric error. 5th ed., London, 467 S.
- CUNNINGHAM, R.K., 1968: Cation-anion relationships in crop nutrition. VI. *J. Agric. Sci. Camb.* 70, 237–244.
- DARWIN, CH., 1859: The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, 432 S.
- DE CANDOLLE, M.A., 1855: Géographie botanique raisonnée. Paris und Genf, 2 Bde., 1365 S.
- DE COULON, J., 1923: *Nardus stricta*. Etude physiologique, anatomique et embryologique. *Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat. (Lausanne)* 6, 246–332.
- DELVAUX, J., 1970: Acquisition du rang social dans les jeunes plantations d'épicéa. Colloque d'Ecologie, Paris. Manuskript, 10 S. und 5 Abb.
- DE WIT, C.T., 1960: On competition. *Versl. Landbouwk. Onderz. Wageningen* 66, 82 S.
- W. DIJKSHOORN und J.C. NOGGLE, 1963: Ionic balance and the growth of plants. *Versl. Landbouwk. Onderz. Wageningen* 69, 68 S.
 - P.G. TOW und G.C. ENNIK, 1966: Competition between legumes and grasses. *Versl. Landbouwk. Onderz. Wageningen* 687, 30 S.
- DONALD, C.M., 1963: Competition among crop and pasture plants. *Advanc. Agron.* 15, 1–118.
- DRUDE, O., 1887: Über die Standortverhältnisse von *Carex humilis* Leyss. bei Dresden, als Beitrag zur Frage der Bodenstetigkeit. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 5, S. 286–293.
- ELLENBERG, H., 1953: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 65, 351–362.
- 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: H. WALTER, Einführung in die Phytologie IV/1. Stuttgart, 136 S.
 - 1958: Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). *Handb. Pflanzenphysiol.* 4, 638–708. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
 - 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER, Einführung in die Phytologie IV/2. Stuttgart, 943 S.
 - 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 77, 82–92.
 - 1968: Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. *Naturwissensch.* 55, 462–470. Berlin, Heidelberg, New York.
- EVERS, F.H., 1963: Neue Erkenntnisse zur Chlorosebekämpfung durch Düngungsmaßnahmen. *Allg. Forstzshr.* 18, 499–500.
- 1964: Die Bedeutung der Stickstoffform für Wachstum und Ernährung der Pflanzen, insbesondere der Waldbäume. *Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht.* 14, 19–37.
- FEHÉR, D., L. KISS und Z. KISZELY, 1933: Untersuchungen über die Pflanzenassoziationsverhältnisse einiger mittel- und nordeuropäischer Waldböden mit besonderer Berücksichtigung der jahreszeitlichen Schwankungen der Bodenazidität. *Bot. Arch.* 36, 53–98.
- FREI, E., 1944: Morphologische, chemische und kolloidchemische Untersuchungen subalpiner Weide- und Waldböden der Rendsina- und Podsolserie. Ein Beitrag zur Humusklassifizierung. *Diss. ETH Zürich*, 54 S.
- FURRER, G., 1954: Solifluktfonnen im schweizerischen Nationalpark. *Ergeb. Wiss. Untersuch. d. Schweiz. Nationalparks* 4, N. F., 203–275.
- GEIGER, R., 1961: Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl., Braunschweig, 646 S.
- GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 38, 28–85.
- und I.H. RORISON, 1971: The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen. *J. Ecol.* (in Vorbereitung, ca. 15 S.).
- GORING, C.A.I., 1962: Control of nitrification by 2-chloro-6-(trichloromethyl)pyridine. *Soil Sci.* 93, 211–218.
- GRIME, J.P., und J.G. HODGSON, 1969: An investigation of the ecological significance of lime-chlorosis by means of large-scale comparative experiments. *Symp. Brit. Ecol. Soc.* 9, 67–102. Oxford und Edinburgh.

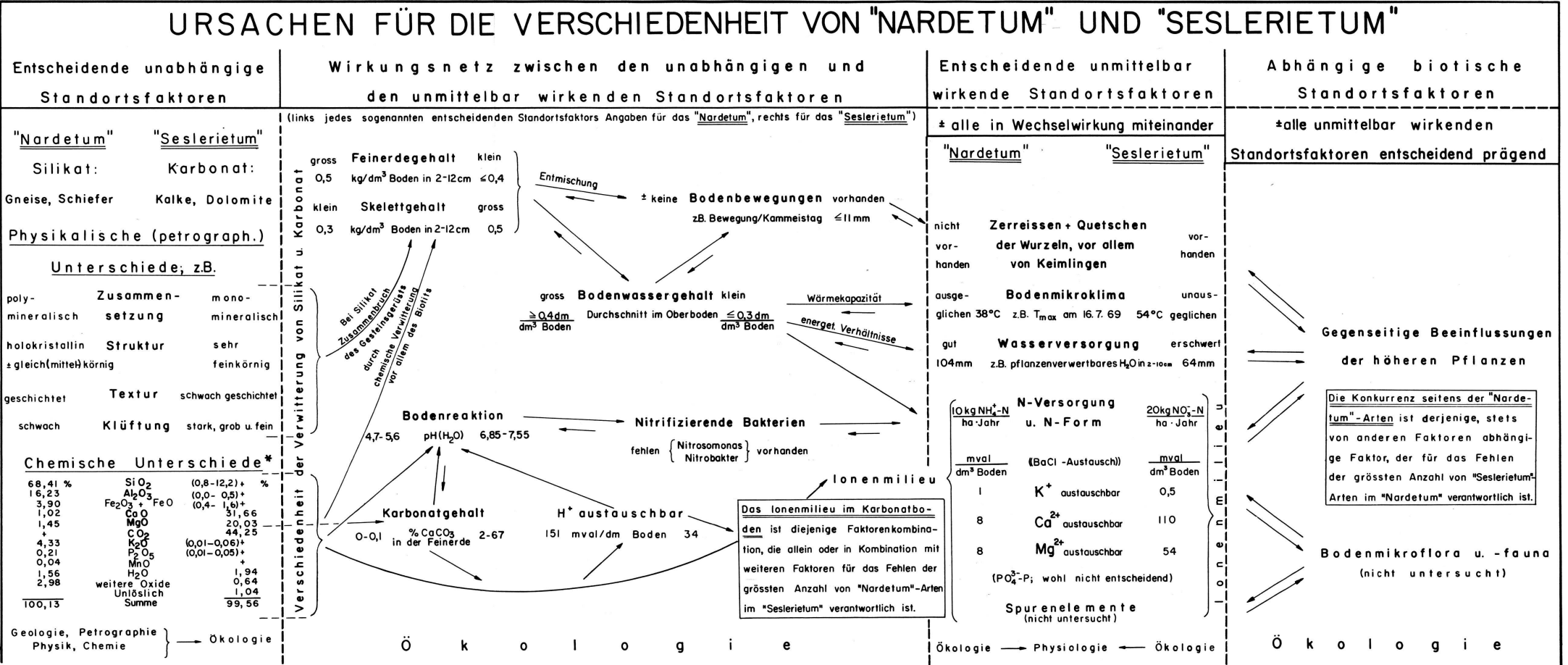
- GRIME, J.P., 1965: Comparative experiments as a key to the ecology of flowering plants. *Ecology* 46, 513–515.
- GRUBB, P.J., H.E. GREEN und R.C.J. MERRIFIELD, 1969: The ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and the soil acidification problems. *J.Ecol.* 57, 175–212.
- GRÜMMER, G., 1955: Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. *Allelopathie*. Jena, 162 S.
- HACKETT, C., 1965: Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. II. The effects of Al, Ca, Fe, K, Mn, N, P and pH on the growth of seedlings and established plants. *J.Ecol.* 53, 315–333.
- Handbook of chemistry and physics, 1957. Hg. C.D. HODGMAN. 39. Aufl., Cleveland, 3213 S.
- HARPER, J.L., 1967: A Darwinian approach to plant ecology. *J.Ecol.* 55, 247–270.
- J.T. WILLIAMS und G.R. SAGAR, 1965: The behaviour of seeds in soil I. *J.Ecol.* 53, 273–286.
- HEGI, G., 1908 ff.: Flora von Mitteleuropa. 7 Bde. München, teilweise mit Neuauflagen bis 1963.
- HESS, H., E. LANDOLT und R. HIRZEL, 1967 und im Druck: Flora der Schweiz. 3 Bde., Basel.
- HESELMANN, H., 1917: Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. *Medd.Stat.Skogsförs.Anst.* 21, 297–527.
- HEWITT, E.J., 1966: Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. Commonwealth Agric.Bureaux, Farnham Royal, Bucks. England. 2. Aufl., 547 S.
- HODGSON, J.F., 1963: Chemistry of the micronutrient elements in soils. *Adv.Agron.* 15, 119–159.
- IMHOF, E., et al., 1965 ff.: Atlas der Schweiz. Eidg.Landestopogr., Bern.
- 1965: Schweizerischer Mittelschulatl. Zürich.
- ISSLER, E., 1938: Recherches sur la présence de plantes calciphiles dans les Vosges cristallines. *Bull.Ass.Philomathique, Colmar*, 8, 417–426.
- JACQUARD, P., 1968: Manifestations et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Oecol.Plant.* 3, 137–168.
- JENNY, H., 1941: Factors of soil formation. New York und London, 281 S.
- 1958: Role of plant factor in the pedogenic functions. *Ecology* 39, 5–16.
- KINZEL, H., 1968: Kalkliebende und kalkmeidende Pflanzen in stoffwechselphysiologischer Sicht. *Naturw.Rdsch.* 1, 12–16.
- KINZEL, W., 1913–1927: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart, 170 S. Nachträge 1915, 1920, 1927.
- KLÖTZLI, F., 1969: Zur Ökologie schweizerischer Bruchwälder unter besonderer Berücksichtigung des Waldreservates Moos bei Birmensdorf und des Katzenses. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 39, 56–123.
- KNAPP, R., 1953: Über die natürliche Verbreitung von *Arnica montana* L. und ihre Entwicklungsmöglichkeit auf verschiedenen Böden. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 66, 168–179.
- 1961: Kennzeichnung der sozialen Beziehungen, der gegenseitigen Beeinflussung und der Konkurrenzkraft der Pflanzen bei Vegetationsanalysen. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 73, 418–428.
- 1967: Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. Stuttgart, 266 S.
- KRAUS, G., 1911: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena, 184 S.
- KÜNZLI, W., 1967: Über die Wirkung von Hof- und Handelsdüngern auf Pflanzenbestand, Ertrag und Futterqualität der Fromentalwiese. *Schweiz.Landw.Forschung* 6, 34–130.
- LAMPETER, W., 1959/60: Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in bezug auf Sproß- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch – untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. *Wiss.Z.Univ.Leipzig, Math.-Nat.* 9, 611–722.
- LANDOLT, E., 1964: Unsere Alpenflora. Zürich, 223 S.
- LINK, H.F., 1789: Flora Goettingensis specimen. Diss. Göttingen.
- LÖTSCHERT, W., 1959: Kalkpflanzen auf saurem Untergrund. Ein Beitrag zur Frage der Standortskonstanz. *Flora* 147, 417–428.
- LÜDI, W., 1933: Keimungsversuche mit Samen von Alpenpflanzen. *Mitt.Naturf.Ges.Bern* 1933, 46–50.

- 1936: Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 46, 632-681.
 - 1940: Die Veränderung von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schinigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928/29-1938/39. Ber.Geobot.Forsch.Inst.Rübel, Zürich, 1939, 93-148.
 - 1948: Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. Veröff.Geobot.Inst. Rübel, Zürich, 23, 400 S.
 - 1957: Erfahrungen mit künstlichen Pflanzengesellschaften im Alpengarten Schinigeplatte, Berner Oberland. Bull.Jardin Bot.de l'Etat, Bruxelles, 27, 605-621.
 - 1959: Bericht über den 12. Kurs in Alpenbotanik. Ber.Geobot.Forsch.Inst.Rübel, Zürich, 1958, 20-46.
- LUNDE, T., 1962: An investigation into the pH-amplitude of some mountain plants in the County of Troms. Acta Borealia. A.Scientia 20, 105 S.
- MAGISTAD, O.C., 1925: The Aluminium content of the soil solution and its relation to soil reaction. Soil Sci. 20, 181-213.
- MEVIUS, W., 1927: Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum. Naturwissensch.u.Landwirtsch. 11, 153 S. Freising-München.
- MILTHORPE, F.L., 1961: The nature and analysis of competition between plants of different species. Symp.Soc.Exper.Biol. 15, 330-356.
- MONTGOMERY, E.G., 1912: Competition in cereals. Bull.Nebr.Agr.Exp.Sta. 24, art.V, 22 S. (zit. nach DE WIT 1960).
- MOONEY, H.A., 1966: Influence of soil type on the distribution of two closely related species of *Erigeron*. Ecology 47, 950-958.
- G. ST.ANDRE und R.D. WRIGHT, 1962: Alpine and subalpine vegetation patterns in the White Mountains of California. Amer.Midland Natur. 68, 257-273.
- MUNSELL, 1954: Soil color charts. The Munsell Color Company, Baltimore, USA.
- NIGGLI, P., F. DE QUERVAIN und R.U. WINTERHALDER, 1930: Chemismus schweizerischer Gesteine. Beitr.Geol.Schweiz, Geotechn.Serie, 14, 389 S.
- OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziol.(Jena) 10, 564 S.
- 1962: Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. 2.Aufl., Stuttgart, 987 S.
- S. GÖRS, D. KORNECK, W. LOHMEYER, TH. MÜLLER, G. PHILIPPI und P. SEIBERT, 1967: Systematische Übersicht der westdeutschen Phanerogamen- und Gefäßkryptogamen-Gesellschaften. Schriftenreihe Vegetationskunde (Bad Godesberg) 2, 7-62.
- ODUM, E.P., 1967: Ökologie (deutsche Übersetzung der Originalausgabe Ecology von 1963). München, Basel, Wien, 161 S.
- OLSEN, C., 1923: Studies on the H-concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. C.R.Lab.Carlsberg 15. H. 1 (zit. nach MEVIUS 1927).
- PALLMANN, H., E. EICHENBERGER und A. HASLER, 1940: Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 50, 337-362.
- PAUL, P., 1969: Etudes expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles II. Oecol.Plant. 4, 47-70.
- und Y. RICHARD, 1968: Etudes expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles I. Oecol.Plant. 3, 29-48.
- PEARSALL, W.H., 1952: The pH of natural soils and its ecological significance. J.Soil Sci. 3 41-51.
- PISEK, A., und E. CARTELLIERI, 1941: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jahrb. Wiss.Bot. 90, 255-291.
- RADEMACHER, B., 1957: Die Bedeutung allelopathischer Erscheinungen in der Pflanzenpathologie. Z. Pfl. Krankh. u. Pflanzenschutz 64, 427-439.

- 1959: Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Handb. Pflanzenphysiol. 11, 655–706.
- RAHN, H., 1968: Vikariierende Pflanzensippen auf kalkreicher und kalkarmer Gesteinsunterlage. Diplomarbeit ETH Zürich, Manuskript, 56 S.
- REHDER, H., 1970: Zur Ökologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). Diss. Botanicae 6, Lehre, 90 S.
- RICHARD, F., und J. BEDA, 1953: Methoden zur Bestimmung der Wasserbindung und der Porengrößen in natürlich gelagerten Waldböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 29, 293–314.
- RORISON, I. H., 1960: Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effect of competition and mineral nutrition upon seedling growth in the field. II. The effect of mineral nutrition on seedling growth in solution culture. J. Ecol. 48, 585–599 und 679–688.
- 1967: A seedling bioassay on some soils in the Sheffield area. J. Ecol. 55, 725–741.
- SAGAR, G. R., und J. L. HARPER, 1960: Factors affecting the germination and early establishment of plantains (*Plantago lanceolata*, *P. media* and *P. major*). In: The Biology of Weeds. Oxford und Edinburgh, 236–245.
- SCHAEFFER, F., und P. SCHACHTSCHABEL, 1966: Lehrbuch der Bodenkunde. 6. Aufl., Stuttgart, 473 S.
- SCHIBLER, W., 1937: Flora von Davos. Chur, 216 S.
- SCHLENKER, G., 1968: Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Azidität und variierter Stickstoff-Form. Oecol. Plant. 3, 7–27.
- SCHMIDT, K. W., 1957: Studien über das Verhalten von 14 kalkmeidenden Pflanzen der Bauernwälder auf dem Kalkwildboden eines Berghanges. Bot. Jb. 77, 158–192.
- SCHMITZ, W., 1964: Meßprobleme bei reaktionskinetischen Untersuchungen mit dem Kreispolarimeter, dargestellt am Beispiel der reaktionskinetischen Temperaturmessung. Zeiss-Mitt. Fortschr. Techn. Optik 3, 227–249.
- SCHROETER, C., 1910: Bodenzeigende Pflanzen der Schweiz. 22 S. In: H. Moos: Ziele und Wege der landwirtschaftlichen Abteilung der ETH (Katalog der Ausstellung von Lausanne 1910). Zürich.
- 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. 1. Aufl. 1912, 2. Aufl., Zürich, 1288 S.
- SEBALD, O., 1956: Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkultur bei abgestufter Azidität. Mitt. Württ. Forstl. Versuchsanst. 13, 1–83.
- SÖYRINKI, N., 1938/39: Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I. und II. Ann. Bot. Soc. Vanamo 11, 1, 322 S., und 14, 1, 405 S.
- STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin und Hamburg, 262 S.
- STRASBURGER, E., et al., 1962: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 28. Aufl., Stuttgart, 732 S.
- TAMM, C. O., 1948: Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. Bot. Not. 1948, 305–321.
- THIENEMANN, A. F., 1956: Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. Hamburg, 153 S.
- THURMANN, J., 1849: Essai de phythostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines. Bern, 373 S.
- TRÉNEL, M., 1946: Wesen und Bedeutung der «Austauschazidität» des Bodens. Z. Pflanzenernähr., Düngung, Bodenkunde 37, 205–221 (zit. nach ELLENBERG 1958).
- UNGER, F., 1836: Über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols. Wien, 367 S.
- VAN DEN BERGH, J. P., 1968: An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Agric. Res. Rep. Wageningen 714, 1–71.
- VAN DOBBEN, W. H., 1955: Concurrentie tussen haver en zomergerst op een pH-trappenproefveld. Verlag Centr.-Inst. Landbouwk. Onderz., 128–131 (zit. nach DE WIT 1960).

- VIETS Jr., F.G., 1965: The plants need for and use of nitrogen, 503–549. In: W.V. BARTHOLOMEW und F.E. CLARK (Hg.): Soil Nitrogen. Agronomy 10. Ann. Soc. Agronom. Madison, USA, 615 S.
- WAERDEN, VAN DER, B.L., 1957: Mathematische Statistik. Berlin.
- WAHLENBERG, G., 1814: Flora Carpatorum. Göttingen.
- WALTER, H., 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 2: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Stuttgart, 1001 S.
- und E. WALTER, 1953: Einige allgemeine Ergebnisse unserer Forschungsreise nach Südwestafrika 1952/53: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 56, 227–235.
 - und H. LIETH, 1960–1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
- WHITTAKER, R.H., 1969: Evolution of diversity in plant communities. Brookhaven Symp. in Biology 22, 178–196.
- und W.A. NIERING, 1968: Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. IV. Limestone and acid soils. J. Ecol. 56, 523–544.
- ZINGG, TH., 1961: Beitrag zum Klima von Weißfluhjoch. Winterber. Eidg. Inst. Schnee- u. Lawinenforsch. 24, 102–127.
- ZLATNIK, A., 1928: Etudes écologiques et sociologiques sur le *Sesleria coerulea* et le *Seslerion calcariae* en Tchécoslovaquie. Trav. Soc. Roy. Sci. Bohème, Cl. Sci., n.s. 8, 116 S.
- ZÖTTL, H., 1958: Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutversuch. Z. Pflanzenernähr., Düngung, Bodenkunde 81, 35–50.
- 1965: Anhäufung und Umsetzung von Stickstoff im Waldboden. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 78, 167–180.
- ZOLLER, H., J. BRAUN-BLANQUET und P. MÜLLER-SCHNEIDER, 1964: Flora des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Ergeb. Wiss. Unters. d. Schweiz. Nationalparks 9 (n.F.), 408 S.
- ZOLLITSCH, B., 1969: Vegetationsentwicklung im Pasterzenvorfeld. Wiss. Alpenvereinshefte 21, 267–280.
- ZOLLITSCH, L., 1927: Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors. Flora (Jena) n.F. 22, 93–158.
- ZUBER, E., 1968: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandenrasen) im Schweizerischen Nationalpark. Ergeb. Wiss. Unters. d. Schweiz. Nationalparks 60, 79–157.

Eidgenössische Hochschule
 Institut für spez. Zoanik
 Bibliothek
 8006 Zürich, Universitätstr. 2



Tab. 6 VEGETATIONSTABELLE

S U B S T R A T		S I L I K A T													K A R B O N A T											
Kurzbezeichnung der Vegetation		"N A R D E T U M"													"S E S L E R I E T U M"											
Gedehen von silikat-treuem Arten auf Karbonatboden bzw. von Karbonat-treuem Arten auf Karbonatfreiem Substrat	Systematische Einheit	NARDETUM ALPIDNUM								FESTUCETUM HALLERI					SESLERIO - SEMPERVIRETUM mit Arten des Caricetum ferrugineae											
		Laufende Nummer								Laufende Nummer					Laufende Nummer											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
nach BRUN-ELANDER u. HUBER 1952-56 nach ZOLLER et al. 1964 nach eigenen Untersuchungen	Probe- bzw. Aufnahmefläche Substrat	Str. 2.1 Str. 2																								