

# Croissance et stratégie de reproduction de deux espèce alpines : *Carex firma* L. et *Dryas octopetala* L.

Autor(en): **Galland, Pierre**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **109 (1986)**

PDF erstellt am: **02.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-89259>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# CROISSANCE ET STRATÉGIE DE REPRODUCTION DE DEUX ESPÈCES ALPINES: *CAREX FIRMA* L. ET *DRYAS OCTOPETALA* L.

par

**PIERRE GALLAND\***

AVEC 6 FIGURES ET 3 TABLEAUX

---

## INTRODUCTION

Dans le cadre d'un projet de recherche multidisciplinaire sur l'écologie et la biocénotique d'une pelouse alpine au Parc national suisse (MATTHEY *et al.* 1981), un *Caricetum firmae* (Kerner) Br.-Bl. a été étudié en détail au Munt la Schera à 2550 m d'altitude, de 1976 à 1980 (GALLAND 1982a). Cette association, surtout sur les crêtes et en versant N, est largement dominée par *Carex firma* et *Dryas octopetala* qui croissent souvent en peuplements presque purs; en conditions plus favorables, la diversité et le recouvrement de la végétation augmentent considérablement (GALLAND, à paraître).

Ce groupement et ses espèces principales ont été étudiés en différents lieux (ZUBER 1968, PACHERNEGG 1973, REHDER 1976a et b, GUSTAFSON 1980), mais très peu de données sur la vitesse de croissance et la répartition des éléments nutritifs dans la plante sont, à notre connaissance, disponibles. Des données de base sur la stratégie des espèces dominantes permettent d'approcher leur dynamique et de déterminer si leur mode de reproduction conduit à une augmentation ou au maintien des populations (URBANSKA 1984). A partir de ces informations on pourra faire des prévisions sur la stabilité de l'écosystème, telle qu'elle est définie notamment par GIGON (1984).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude globale des unités de végétation a été effectuée par prélèvement de sol et de végétation par surfaces de 0,25 m<sup>2</sup> à trois reprises au cours de la saison: fin juin, début août et mi-septembre. La végétation a été triée, séchée et pesée; les espèces dominantes ont été considérées isolément, tandis que les espèces mineures

\* Projet soutenu par le Fonds national suisse de la recherche scientifique, requêtes N<sup>os</sup> 3.628-0.75 et 83.114.0.83.

ont été groupées selon leur physionomie. Lorsque le matériel était suffisamment abondant, les catégories suivantes ont été distinguées: biomasse (parties vivantes), nécromasse (feuilles mortes attachées aux tiges) et phytomasse souterraine (racines mortes et vivantes); l'ensemble biomasse + nécromasse constitue la phytomasse aérienne (GRABHERR et al. 1978).

Des touffes de *Carex firma* et de *Dryas octopetala* ont été marquées sur le terrain en début de saison pour l'étude de la croissance *in situ*; des feuilles ont ensuite été récoltées et groupées par catégories d'âge en vue des analyses chimiques. Le comptage des vieilles feuilles le long des tiges (*C. firma*) et des cernes annuels des troncs (*D. octopetala*) ont permis d'estimer l'âge des touffes.

Les divers tissus ont ensuite été broyés et minéralisés ( $H_2SO_4 + H_2O_2$ , ALLEN et al. 1974). Les principaux éléments nutritifs ont été dosés par spectrophotométrie d'absorption atomique (Laboratoire de géochimie, Université de Neuchâtel) et par ICP (University of Washington, Seattle, USA); l'azote et le phosphore total ont été déterminés par colorimétrie automatique (Laboratoire de pédologie, EPFL). Le contenu calorifique a été mesuré à l'aide d'un calorimètre adiabatique Parr (University of Washington) et le contenu en cendres par combustion à 500 °C.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. Croissance et développement

Les deux espèces étudiées diffèrent par leur forme de croissance: *Carex firma* pousse en touffes très denses et arrondies, tandis que *Dryas octopetala* forme des tapis rampants, étales au ras du sol. Elles ont cependant en commun les caractéristiques suivantes: optimum en situation très exposée, faible tolérance pour les sols mobiles et contact direct avec la roche sous-jacente. Les principales caractéristiques de chaque espèce sont décrites séparément, de façon à faire ressortir les particularités de chacune et à expliquer les différences de méthodes utilisées pour les mesures de croissance.

#### 1.1. *Carex firma*

Cette espèce forme des touffes de grandeur variable, les plus grandes atteignant typiquement un diamètre de 30 à 40 cm avant de se fragmenter, en situation exposée, ou d'être envahies par d'autres espèces. La fragmentation conduit soit à une nécrose centrale (replats ou faibles pentes), soit à la formation de petites guirlandes (pentes modérées à fortes). L'espèce croît en contact direct avec la roche en place, ou sur de la blocaille stable.

Malgré une production abondante de graines, l'observation de jeunes plantules est excessivement rare; nous n'avons jamais réussi à faire germer les graines du Munt la Schera, et de très faibles taux ont été obtenus ailleurs (FOSSATI 1980). La croissance se fait par ramification des tiges juste en dessous des inflorescences (fig. 1), les nouvelles pousses étant en majorité dirigées vers l'extérieur des touffes. Des racines latérales apparaissent entre les restes de feuilles, au fur et à mesure de l'élévation du niveau apparent du sol à l'intérieur de la touffe. Le renouvellement des

feuilles est progressif et le nombre de feuilles vertes est constant durant toute l'année. La décomposition des feuilles mortes dure très longtemps, parfois plus de dix ans.

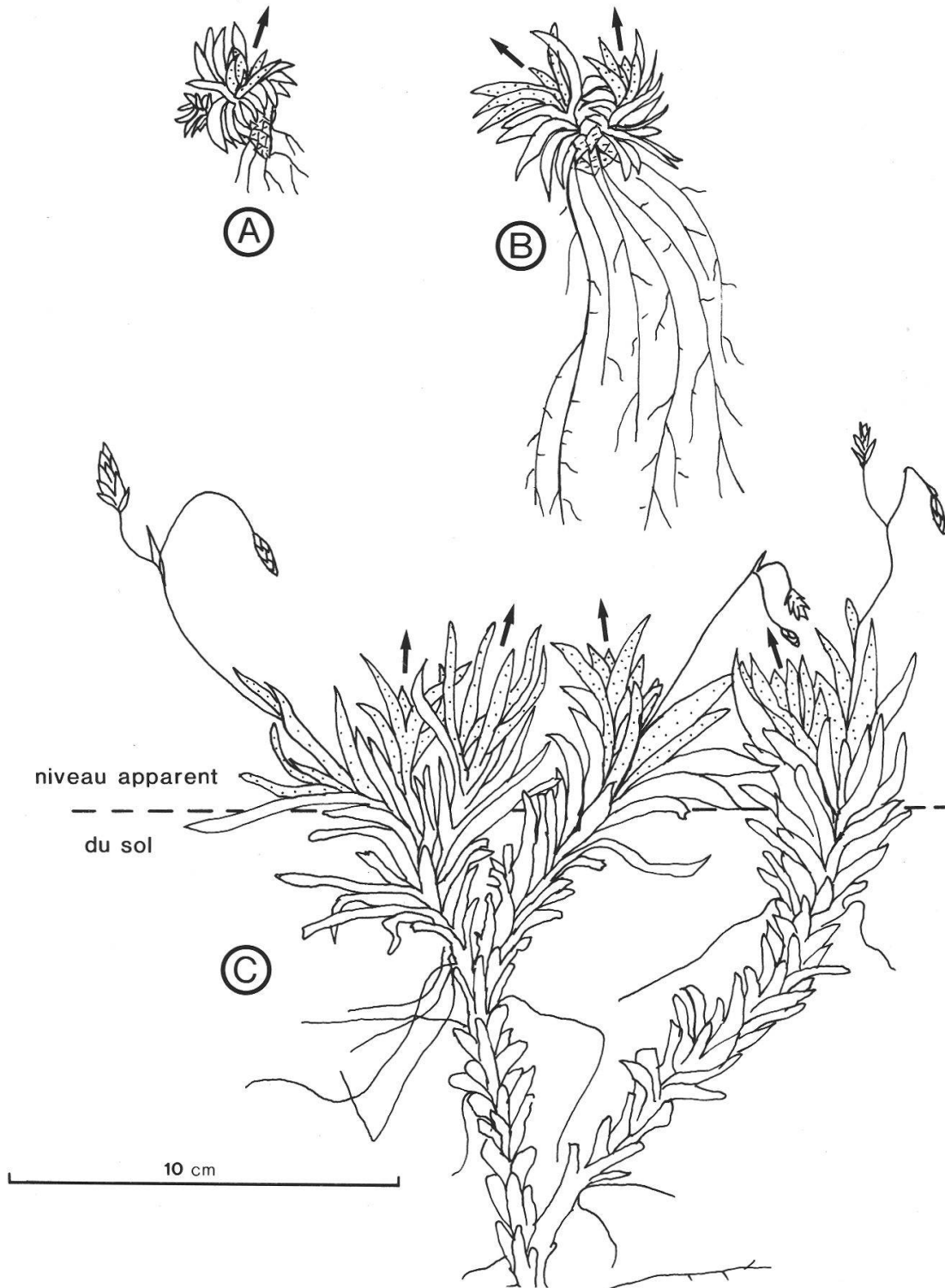


Fig. 1. Croissance d'une touffe de *Carex firma* avec, en pointillé, les feuilles vertes. Les flèches indiquent les axes de croissance.

### 1.2. *Dryas octopetala*

Cette espèce forme des tapis de grandeur variable, les plus remarquables atteignant un diamètre de plusieurs mètres et formant des peuplements presque purs, séparés par des surfaces dénudées. La production de graines est abondante, et des taux de germination de 10 à 20% ont été obtenus; cependant le renouvellement de la population est très lent et seul un nombre infime de jeunes plantes a été observé.

Les feuilles se forment en été sur de jeunes pousses et restent vivantes durant l'hiver suivant. Elles meurent au cours de la deuxième année, lorsque la génération suivante est prête à fonctionner, et sont rapidement décomposées, en général au sein même de la touffe. Les troncs croissent en épaisseur et se ramifient, tandis que les nouvelles pousses contribuent à l'élargissement de la touffe vers l'extérieur.

## 2. Productivité et âge des touffes

### 2.1. *Carex firma*

La productivité de cette espèce a été mesurée par deux méthodes différentes:

- a) Les marquages ont permis de suivre la croissance et ont montré que le nombre de feuilles vertes par pousse est constant; 3 à 5 nouvelles feuilles sont formées chaque année, avec une moyenne légèrement supérieure à 4. La productivité d'une touffe a été calculée comme suit: poids moyen d'une feuille  $\times$  nombre de feuilles par pousse  $\times$  nombre de pousses par touffe. Connaissant la surface totale des touffes (recouvrement) par unité de surface, il est possible de calculer la production saisonnière par  $m^2$ .
- b) La végétation entière a été prélevée sur des surfaces de  $0,25 m^2$  et triée. La biomasse étant constante au cours de la saison, et les feuilles vertes constituant approximativement le 90% de celle-ci (fig. 2), on obtient la production annuelle en retranchant 10% aux valeurs de biomasse.

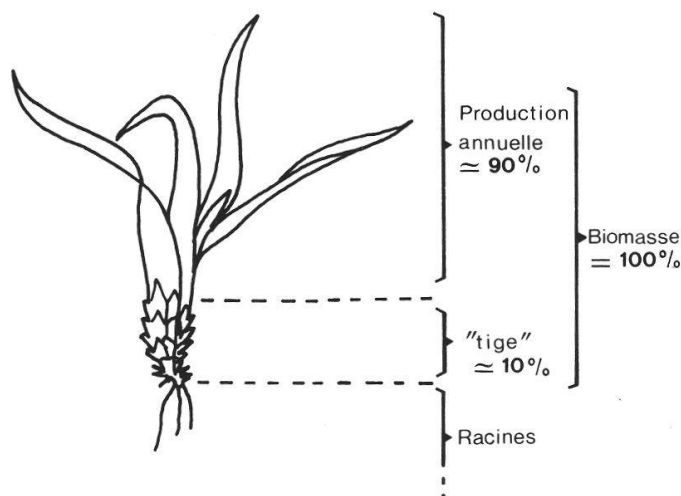


Fig. 2. Découpage de la biomasse d'un pied de *Carex firma*.

Les valeurs obtenues par les deux méthodes sont très proches; ces valeurs sont basses, ce qui ne surprend guère pour cette altitude (tabl. 1). L'ordre de grandeur est le même que celui obtenu pour des espèces similaires de toundras arctiques (MUC 1977, SVOBODA 1977).

TABLEAU 1 : Phytomasse, biomasse et productivité.

	Phytomasse (g/m <sup>2</sup> )	Biomasse (g/m <sup>2</sup> )	Phyto/Bio	Productivité (g/m <sup>2</sup> /j)	Production (g/m <sup>2</sup> /an)
<i>Carex firma</i>	960 - 1200	80 - 170	7 - 12	1.1 - 2	80 - 140
<i>Dryas octopetala</i> *)	1290	380	3.4	5	350

\*) y.c. troncs; recouvrement des surfaces: 85-90 %

Lorsqu'on rapporte les valeurs de phytomasse à celles de la biomasse, on est frappé par le haut rapport obtenu (tabl. 1), qui traduit bien la lenteur de la décomposition. Connaissant le nombre de feuilles formées annuellement, il a été possible de calculer l'âge des petites touffes et d'estimer celui des plus grosses. A de nombreuses reprises nous avons pu compter plus de 50 vieilles feuilles, sans pour autant atteindre la tige primaire. Nous pouvons dire que des touffes d'un diamètre de 8 à 10 cm dépassent largement l'âge de 20 ans et que celles dépassant 40 cm sont vieilles d'au moins une centaine d'années.

## 2.2. *Dryas octopetala*

Vu la décomposition rapide des feuilles, cette espèce ne se prête pas à des mesures de croissance par la même méthode. D'autre part la séparation de la phytomasse en biomasse et nécromasse est très délicate de par l'importance des troncs, et la production de bois est impossible à déterminer correctement.

La valeur de phytomasse mesurée (tabl. 1) peut paraître élevée comparée à celle de *Carex firma*. Il faut préciser que les carrés ont été prélevés à l'intérieur de touffes denses; dans le terrain, les touffes sont séparées par de vastes espaces nus, le recouvrement moyen de la végétation étant de l'ordre de 30%. D'autre part les troncs, souvent peu apparents, forment une part importante de la phytomasse; la différence par rapport à *Carex firma*, où la nécromasse est très abondante, se manifeste par le rapport phytomasse/biomasse.

Par contre un certain nombre de coupes transversales de troncs ont permis de compter les cernes annuels à différentes distances du bord de la touffe (fig. 3). Les cernes sont souvent peu nets, et il est possible que certaines années défavorables ne permettent pas la formation d'une nouvelle couche de bois distincte. Cependant des contrôles avec les touffes marquées ont montré que les valeurs étaient exactes pour les premières années.

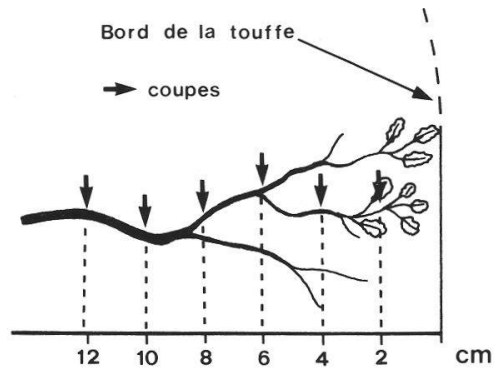


Fig. 3. Localisation des coupes de troncs de *Dryas octopetala*.

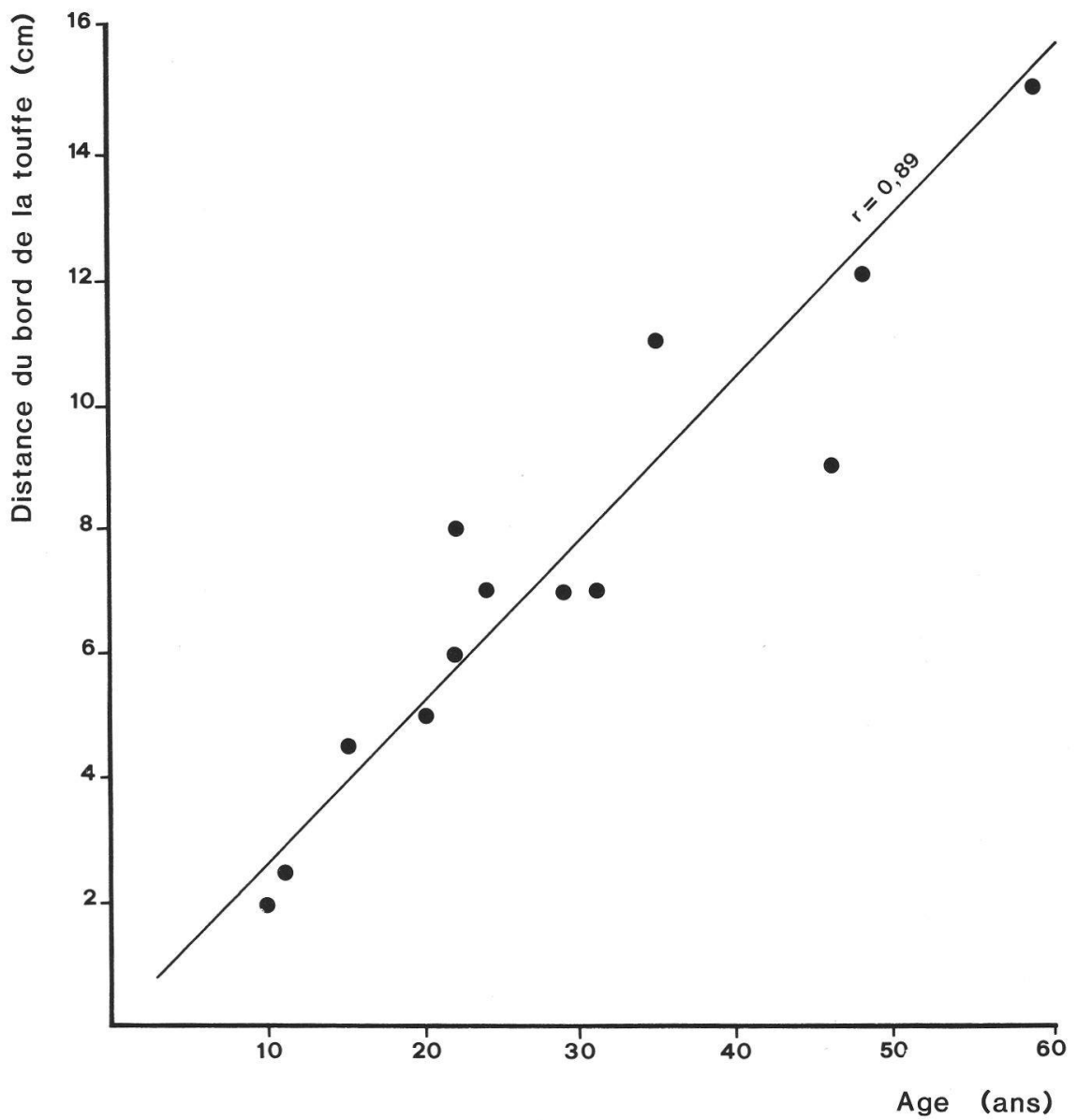


Fig. 4. Taux de croissance d'un tapis de *Dryas octopetala* déterminé par le comptage des cernes annuels.

Les résultats présentés à la figure 4 sont ceux de deux touffes croissant en situation très défavorable; ils constituent des valeurs de croissance minimale, obtenues sur des touffes de plus de 2 m de diamètre. D'autres tapis, en conditions plus favorables, ont montré une croissance nettement plus rapide. Cependant ils étaient beaucoup plus ramifiés et rapidement colonisés par d'autres espèces, et les comptages étaient beaucoup plus aléatoires. Dans tous les cas, les nécroses et les ramifications interdisent des comptages précis après 50 ans.

### 3. Composition chimique et vieillissement

Les deux espèces considérées croissent sur des sols très minces et sont en contact direct avec la dolomie qui constitue la partie supérieure du Munt la Schera (KARAGOUNIS 1962); celle-ci assure un apport considérable de Ca et surtout de Mg échangeables dans les sols (GALLAND 1982b). Les valeurs obtenues par l'analyse des tissus végétaux sont par contre relativement basses pour ces deux éléments (tabl. 2). Celles des tissus jeunes peuvent être considérées comme basses vis-à-vis de celles admises pour la végétation terrestre (LARCHER 1976). Les feuilles de *Dryas* montrent des concentrations un peu plus élevées en Ca et Mg, mais surtout en Fe et Al; les tissus âgés, feuilles mortes et troncs, montrent une nette augmentation en Ca, Mg, Fe, Al et Mn et une diminution en N, P et K. Ces trois derniers éléments sont en concentration particulièrement basse dans les tissus morts.

TABLEAU 2 : Répartition des éléments nutritifs dans les plantes

		Eléments ( % du poids sec )								
		Ca	Mg	K	Na	Al	Fe	Mn	N	P
<i>C. firma</i>	biomasse	0.4	0.25	1.0	0.02	0.05	0.02	0.01	2.1	0.15
	nécromasse	1.5	0.7	0.25	0.02	0.5	0.3	0.5	0.9	0.06
Moyenne du groupement à <i>C. firma</i> (biomasse)		0.45	0.22	0.88	0.01	tr.	tr.	0.01	1.97	0.13
<i>D. octopetala</i>	biomasse	1.2	0.5	0.7	0.02	0.7	0.41	0.03	1.5	0.17
	nécromasse	2.2	0.7	0.25	0.01	0.8	0.3	0.04	1.1	0.07

Le fait que les feuilles restent attachées plus de vingt ans aux pieds de *Carex firma* a permis de mesurer les changements de répartition des éléments nutritifs avec l'âge (fig. 5). Les deux groupes d'éléments distingués ci-dessus sont confirmés: le premier groupe (type Mg et Fe) montre des concentrations basses et stables dans les feuilles vivantes, puis une



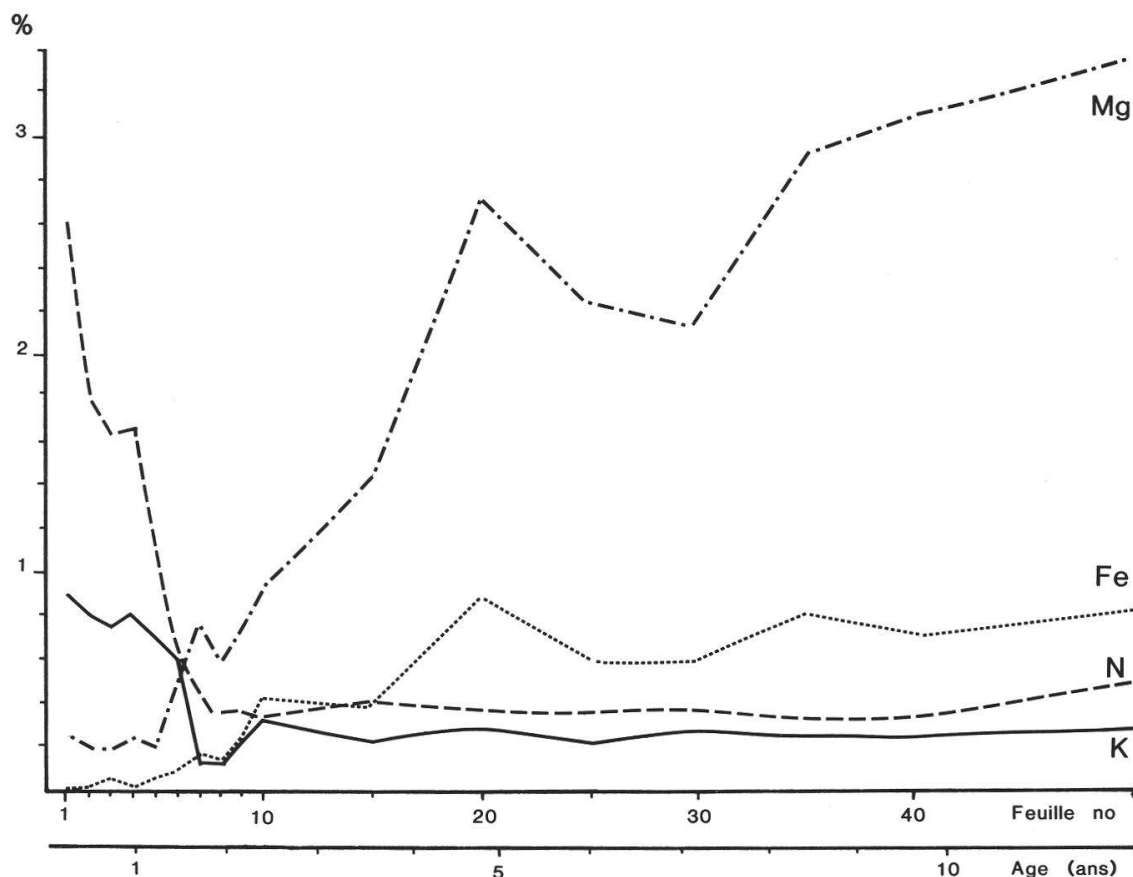


Fig. 5. Répartition des éléments nutritifs dans les feuilles de *C. firma*. La feuille N° 1 est la dernière formée; l'âge est calculé sur la base d'une production moyenne de 4,2 feuilles par an.

brusque augmentation dès la deuxième année, lorsque les feuilles meurent. Les valeurs, exprimées en pour-cent du poids sec, continuent d'augmenter, ce qui est probablement dû à la consommation sélective d'autres éléments. Le second groupe (type N et K) montre des valeurs maximales dans les plus jeunes feuilles avec une diminution régulière jusqu'à la mort des feuilles, puis une grande stabilité.

Les bas rapports Ca/Mg échangeables mesurés (GALLAND 1982b) pourraient entraîner des concentrations de Mg toxiques dans les plantes (LEMEE 1978). Or nous n'avons jamais constaté de telles accumulations dans les tissus assimilateurs d'aucune espèce importante, comme le montrent les valeurs moyennes de la biomasse du groupement. Par contre quelques échantillons de racines, non triées par espèce, ont montré des teneurs élevées en plusieurs éléments, suggérant qu'elles jouent un rôle de filtre; ce facteur, ajouté à la courte vie des feuilles, augmente la résistance des plantes étudiées aux hautes concentrations en Mg.

#### 4. Calorimétrie

Les résultats des mesures calorimétriques exprimés par rapport à la phytomasse globale (tabl. 3) varient significativement en relation directe avec le contenu en cendres (silice) des tissus. En revanche, lorsqu'on

TABLEAU 3 : Valeurs calorimétriques et contenu en cendres (silice).

	Valeur calorifique mat. sèche totale (cal/g mat. sèche)	Cendres ( % )	Valeur calorifique "Ash-free content" (cal/g mat. sèche)	Nombre échant.
1ère-4e feuille	4508	4.0	4697	1
10e-20e feuille	4010	14.5	4672	1
<i>C. firma</i> 20e-50e feuille	3458	19.6	4303	1
moy. biomasse	4390	3.6	4554	3
moy. nécromasse	4032	13.3	4646	2
<i>D. octopetala</i> total (70-80 % ligneux)	3784	18.8	4660	2

exprime les résultats par rapport au poids sans cendres (« ash-free content ») on ne constate que des variations minimales.

Les valeurs mesurées pour *Carex firma* sont tout à fait comparables à celles trouvées chez les graminoides en général. SVOBODA (1977) a obtenu dans l'Arctique canadien des résultats un peu plus élevés, mais il fait remarquer que les contenus calorifiques sont en général plus hauts dans l'Arctique que dans les milieux alpins. On constate que la valeur calorifique ne diminue que peu au cours des 2 à 3 ans suivant la mort de la plante, et que ces valeurs restent malgré tout relativement élevées chez les très vieilles feuilles. Ceci explique partiellement le nombre très élevé de microarthropodes extraits de la végétation morte (LIENHARD 1980, faciès H).

Les résultats de *Dryas octopetala* sont de l'ordre de grandeur de ceux obtenus pour *Carex firma*; ils sont cependant faibles comparés aux chiffres fournis par SVOBODA (1977) pour *Dryas integrifolia*, une espèce à morphologie et écologie semblables. Selon cet auteur, les espèces ligneuses ont des valeurs calorifiques plus élevées que les graminoides. Nos échantillons proviennent d'une zone très peu ensoleillée, ce qui pourrait expliquer leur faible contenu calorifique.

L'étude de la pédofaune a montré la présence d'arthropodes xylophages spécialisés au sein des touffes de *Dryas octopetala* (ROHRER, en préparation); on constate que les parties ligneuses sont relativement riches et fournissent une nourriture appropriée à ces organismes.

#### CONCLUSIONS

Les espèces étudiées montrent de nombreuses caractéristiques d'adaptation à l'altitude (BILLINGS et MOONEY 1968, BLISS 1971); leur mode de reproduction, la lenteur de la croissance et l'âge qu'elles atteignent sont particulièrement significatifs. On peut typiquement les classer dans la catégorie des « tolérantes au stress » (*stress-tolerant* de GRIME 1979). Elles

trouvent leur optimum à haute altitude et sur des sols basiques, dans les zones inaccessibles aux espèces plus compétitrices mais moins tolérantes face au climat ou à la géochimie du sol.

L'interprétation de transects à travers des îlots de végétation tels qu'on les rencontre dans le *Caricetum firmae* (fig. 6), peut conduire à considérer *Carex firma* et *Dryas octopetala* comme des espèces pionnières initiatrices d'une série aboutissant à un sol acide (BRAUN-BLANQUET et JENNY 1926). Cependant les données sur la vitesse de croissance et les observations de l'érosion suggèrent que la croissance végétale suffit à peine à compenser les pertes. La formation d'un sol apte à accueillir des populations de *Festuca violacea* et *Elyna myosuroides* nécessiterait des dizaines, voire des centaines d'années. D'autre part, la stratégie de reproduction des espèces du faciès pionnier à *Dryas* de BRAUN-BLANQUET (1926) montre toutes les caractéristiques du type K défini notamment par HARPER (1977): taille des populations constante, forte mortalité juvénile, développement lent, reproduction tardive et répétée (PIANKA 1970). Ceci correspond aux espèces d'endroits à ressources limitées, consacrant une part réduite de leur énergie à la reproduction et formant des groupements climaciques ou subclimaciques (BARBOUR et al. 1980); le potentiel d'expansion par multiplication des touffes est par conséquent excessivement faible.

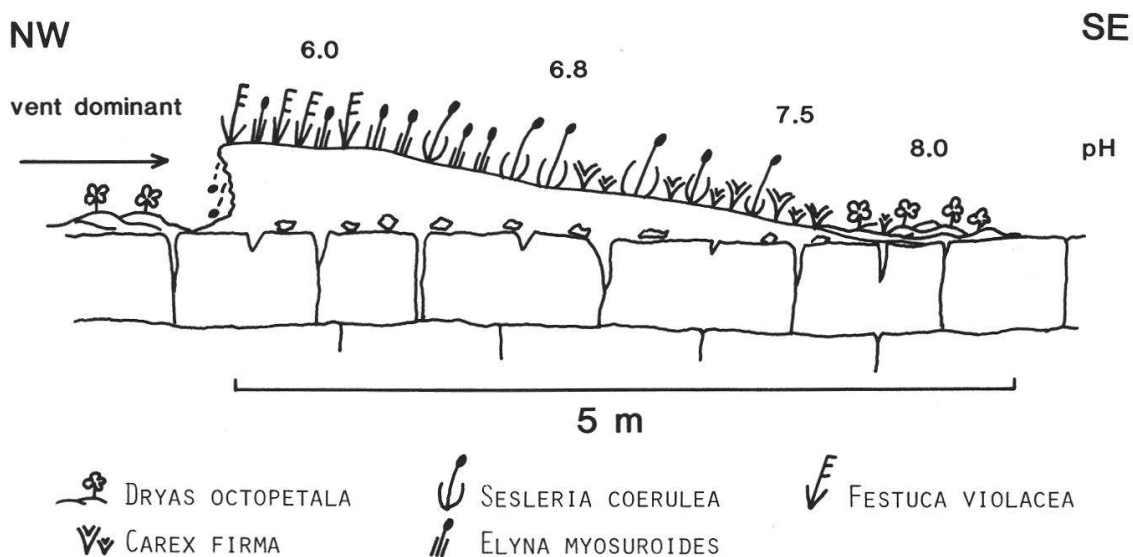


Fig. 6. Transect schématique au travers d'un îlot de végétation: localisation des principales espèces en fonction de l'épaisseur du sol et du pH (horizon Ao).

La stabilité d'un écosystème doit être considérée de façon indépendante face aux perturbations naturelles et anthropogènes (GIGON 1984). Nous pouvons dire que les pelouses étudiées au Munt la Schera forment un complexe remarquablement stable face aux variations climatiques périodiques, mais que, par contre, elles sont hautement instables vis-à-vis des perturbations humaines. Une surface accidentellement ou volontairement dénudée à l'étage alpin est incapable de revenir par elle-même à son état primitif dans les conditions actuelles.

## Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude aux personnes et institutions qui ont proposé cette recherche ou qui nous ont aidé à la mener à chef: les professeurs W. Matthey (Neuchâtel), H. Zoller (Bâle) et L. C. Bliss (Seattle), les docteurs R. Schloeth (Zernez) et J.-M. Gobat (Neuchâtel), ainsi que la Commission scientifique du Parc national suisse et le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

---

## Résumé

Dans le cadre d'une étude des pelouses alpines du Parc national suisse, la croissance et les stratégies de reproduction de *Carex firma* L. et *Dryas octopetala* L. ont été étudiées. La répartition des ressources alimentaires, la lenteur de croissance et la résistance face aux facteurs abiotiques caractérisent des espèces à expansion lente. Le groupement est stable en conditions naturelles, mais très sensible aux perturbations humaines.

## Summary

Growth rate and reproductive strategy of *Carex firma* L. and *Dryas octopetala* L. have been studied as a part of a research project on the alpine tundras in the Swiss National Park. Nutrient allocation, low growth rate and stress tolerance are characteristic of species with slow expansion. The community is naturally stable, but highly sensitive to human disturbances.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, S. E., GRIMSHAW, H. M., PARKINSON, J. A. et QUARMBY, C. — (1974). Chemical analysis of ecological material. *Blackwell Scientific publications, Oxford*, 566 pp.
- BARBOUR, M. G., BURK, J. H. et PITTS, W. D. — (1980). Terrestrial Plant Ecology. *The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc., Menlo Park, California*, 604 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. et JENNY, H. — (1926). Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 63: 183-349.
- BILLINGS, D. W. et MOONEY, H. A. — (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43: 481-529.
- BLISS, L. C. — (1971). Arctic and alpine life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 405-438.
- FOSSATI, A. — (1980). Keimverhalten und frühe Entwicklungsphase einiger Alpenpflanzen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel Zürich* 73, 192 pp.
- GALLAND, P. — (1982a). Etude de la végétation alpine au Parc national suisse. *Thèse, Univ. Neuchâtel*, 177 pp.
- (1982b). Recherches sur les sols des pelouses alpines au Parc national suisse. *Bull. BGS* 6: 137-144.
- (à paraître). Evolution naturelle des pelouses alpines au Parc national suisse. *Coll. Phytosociol.* 11, Strasbourg 1982.

- GIGON, A. — (1984). Typology and Principles of Ecological Stability and Instability. *Mountain Research and Development* 3: 95-102.
- GRABHERR, G., MAHR, E. et REISIGL, H. — (1978). Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen Tirol. *Öcol. Plant.* 13: 227-251.
- GRIME, J. P. — (1979). Plant strategies and vegetation processes. *John Wiley & Sons, Ltd.*, 222 pp.
- GUSTAFSON, K. M. — (1980). Ecological Patterns of *Dryas integrifolia* Vahl and *D. octopetala* L. in the Brooks Range, Alaska. *M. Sc., Univ. of Washington, Seattle*, 84 pp.
- HARPER, J. L. — (1977). The population biology of plants. 892 pp., *New York* (Academic Press).
- KARAGOUNIS, K. — (1962). Zur Geologie zwischen Ofenpass, Spöltal und Val dal Gallo im Schweizerischen Nationalpark. *Erg. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 48.
- LARCHER, W. — (1976). Ökologie der Pflanzen, 2. verb. Aufl. *UTB.* 320 pp., *Stuttgart* (Ulmer Verlag).
- LEMEE, G. — (1978). Précis d'écologie végétale. 285 pp., *Paris* (Masson).
- LIENHARD, C. — (1980). Zur Kenntnis der Collembolen eines alpinen *Caricetum firmae* im Schweizerischen Nationalpark. *Pedobiologia* 20: 369-386.
- MATTHEY, W., DETHIER, M., GALLAND, P., LIENHARD, C., ROHRER, N. et SCHIESS, T. — (1981). Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Parc national suisse. *Bull. Ecol.* 12 (4): 339-354.
- MUC, M. — (1977). Ecology and primary production of Sedge-moss Meadow communities, Truelove Lowland, 157-184. In BLISS, L. C. (ed.): Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem. 714 pp., *Edmonton, Alta* (Univ. of Alberta Press).
- PACHERNEGG, G. — (1973). Struktur und Dynamik der alpinen Vegetation auf dem Hochschwab (NO Kalkalpen). *Diss. Bot.* 22, J. Cramer, Lehre, 124 pp.
- PIANKA, E. R. — (1970). On r- and K-selection. *Amer. Natur.* 104: 592-597.
- REHDER, H. — (1976a). Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems I: Phytomass and Nutrient Relations in Four Mat Communities of the Northern Calcareous Alps. *Oecol. (Berl.)* 22: 411-423.
- (1976b). Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems II: Phytomass and Nutrient Relations in the *Caricetum firmae*. *Ibid.* 23: 49-62.
- ROHRER, N. — (en préparation). Recherches sur les Oribates du *Caricetum firmae* au Parc national suisse. *Thèse, Univ. Neuchâtel*.
- SVOBODA, J. — (1977). Ecology and primary production of Raised Beach communities, Truelove Lowland, 185-216. In BLISS, L. C. (ed.): Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem. 714 pp., *Edmonton, Alta* (Univ. of Alberta Press).
- URBANSKA, K. M. — (1984). Plant Reproductive Strategies, 211-228. In: GRANT, W. F. (ed.) *Plant Biosystematic*. 674 pp., *Toronto* (Academic Press).
- ZUBER, E. — (1968). Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandrasen) im Schweizerischen Nationalpark. *Erg. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 60.