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 Stickstofformenversuche sowie standortskundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos

Autor: Gigon, Andreas

Kapitel: G: Ökologischer Gesamtüberblick

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: 13.07.2025

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

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 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 Trittflächen 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 Trittflächen mit sehr extremen edaphischen und mikroklimatischen Standortsbedingungen (siehe unten) und die Stirnflächen und «Kanten» der Stufen mit relativ ausgeglichenen Standortsbedingungen. 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 Elektionsvermögen 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 Spurenelementionen 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 anagonism, «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 steinigen, 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: Magerkeitzeiger 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 SchynigenPlatte 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 Standortsbedingungen 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, das *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 Standortsbedingungen 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 kampflos 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. Aperzeit 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 *Selserietum*. Weitere Faktoren sind hiefür 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 Hauptrichtung entgegengesetzten Richtung können auch bei den anderen Standortsfaktoren 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 Karbonat 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 dynamische kausale Konstellation vorhanden ist.

Die Frage nach der Hauptursache für den Unterschied zwischen der Vegetation 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 Gesellschaftstreue, 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 Gruppenverhalten zeigen (vgl. G. 6).

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

Anzahl Arten des *Nardetum*			69	
Nardetum-treue Arten (39)	Silikattreue Arten		23	
	Arten, deren Verhalten unklar		9	
	Arten, die auch auf Karbonat vorkommen		7	59 Arten, die auf Silikat und Karbonat vorkommen (≧ 17 davon polymorph)
Arten, die im *Nardetum* und im *Seslerietum* vorkommen			30	
Seslerietum-treue Arten (36)	Arten, die auch auf Silikat vorkommen		22	
	Arten, deren Verhalten unklar		7	
	Karbonattreue Arten		7	
Anzahl Arten des *Seslerietum*			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 ceasia* (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 feinerdereichen. 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 verschieden 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 Loreley-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, feinerdereichen 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 feinerdereichen, 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 vertcillata* 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, ± 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 Standortsbedingungen, 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 eineinzelner 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*.

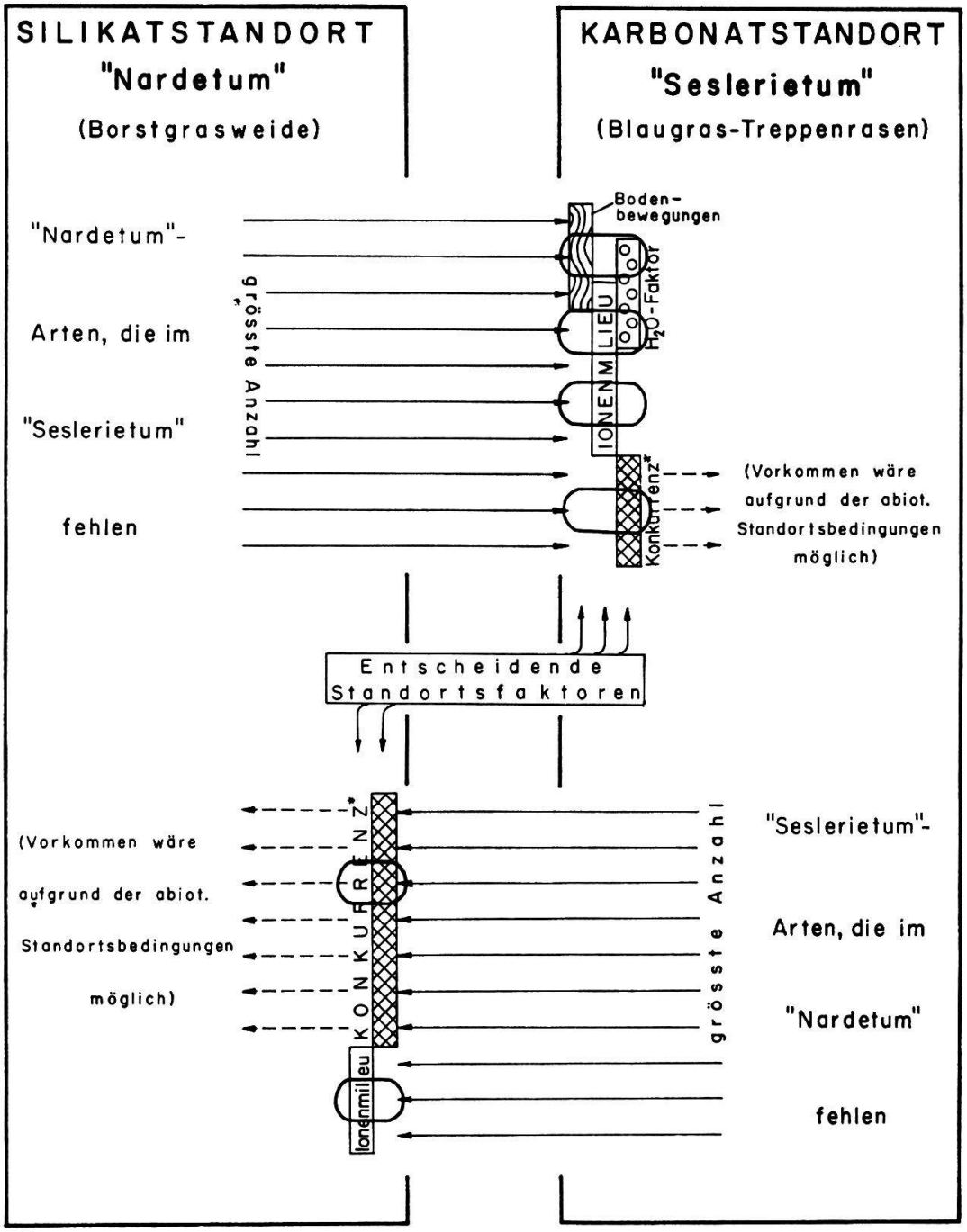

Abb. 25 Schematische Darstellung des Ionenmilieus im Karbonatboden als diejenige Faktorenkombination, die allein oder in Kombination mit weiteren Faktoren für das Fehlen der größten Anzahl von *Nardetum*-Arten im *Seslerietum* verantwortlich ist, sowie der Konkurrenz seitens der *Nardetum*-Arten als 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 Standortsbedingungen abhängiger Faktor ist, wurde in dieser Abbildung, der Übersichtlichkeit halber, nicht dargestellt. Ebensowenig 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.