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

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: 09.07.2025

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

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 Standortsbedingungen 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 Humusauflage: 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 Silikatruhschutt 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 ≥ 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 Strelagrat 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 Probefläche «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 substrattreuen *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. Substratspezifizität 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 1908ff., ISSLER 1938, LANDOLT 1962, OBERDORFER 1962, SCHIBLER 1937, SCHROETER 1910, ZOLLER et al. 1964) finden sich Angaben über die Substratspezifizität 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 firma 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 hiefür liegt nicht in der anderen Stickstofform 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-A_1- 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-A_1- 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-gesiebtem 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 Petrischale	Beobachtung		Anzahl gesunde Keimlinge pro Petrischale			
		nach Aussaat Tag	nach Ende der Vernalisation Tag	Silikatboden		Karbonatboden	
					vernalisiert		vernalisiert
Nardetum-Arten:							
Nardus stricta	20	49	28	5; 7	5; 2	2; 2	2; 3
Campanula barbata	100	11	12	40; 56	7; 2	98*; 95*	0; 0
Trifolium alpinum	20	11	12	3; 3	2; 3	2; 2	1; 2
Gnaphalium supinum	25	11	12	4; 8	4; 3	2; 1	2; 5
Seslerietum-Arten:							
Sesleria coerulea	20	49	28	2; 7	4; 7	4; 7	9; 13
Minuartia verna	25	33	12	2; –	3; 2	3; 1	1; 0
Kernera saxatilis	50	11	12	10; 11	2; 5	7; 16	1; 1
Helianthemum alpestre	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				
Scabiosa lucida	15	19	15	12	13	7	21	15	19	15
Dryas octopetala	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 (∅ 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△			
Boden	Silikatboden		Karbonatboden	
Beobachtungsdatum	28.6.1970	4.9.1970	28.6.1970	4.9.1970
Nardetum-Arten:				
Nardus stricta	12	6	4	2
Trifolium alpinum	4	3	3	1
Gnaphalium supinum	7	4	2	1
Sieversia montana	11	8	8°	4°
Potentilla aurea	5	8	6°	7°
Leontodon helveticus	29	20	10°	5°
Campanula barbata	16	4	5	1
Seslerietum-Arten:				
Sesleria coerulea	8	19	6	20
Anthyllis alpestris	4	3	1	2
Gnaphalium hoppeanum	10	9	12	12
Dryas octopetala	23	6	18	6
Minuartia verna	14	10	14	12

△ 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/m^2, 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/m^2 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 (∅ 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.

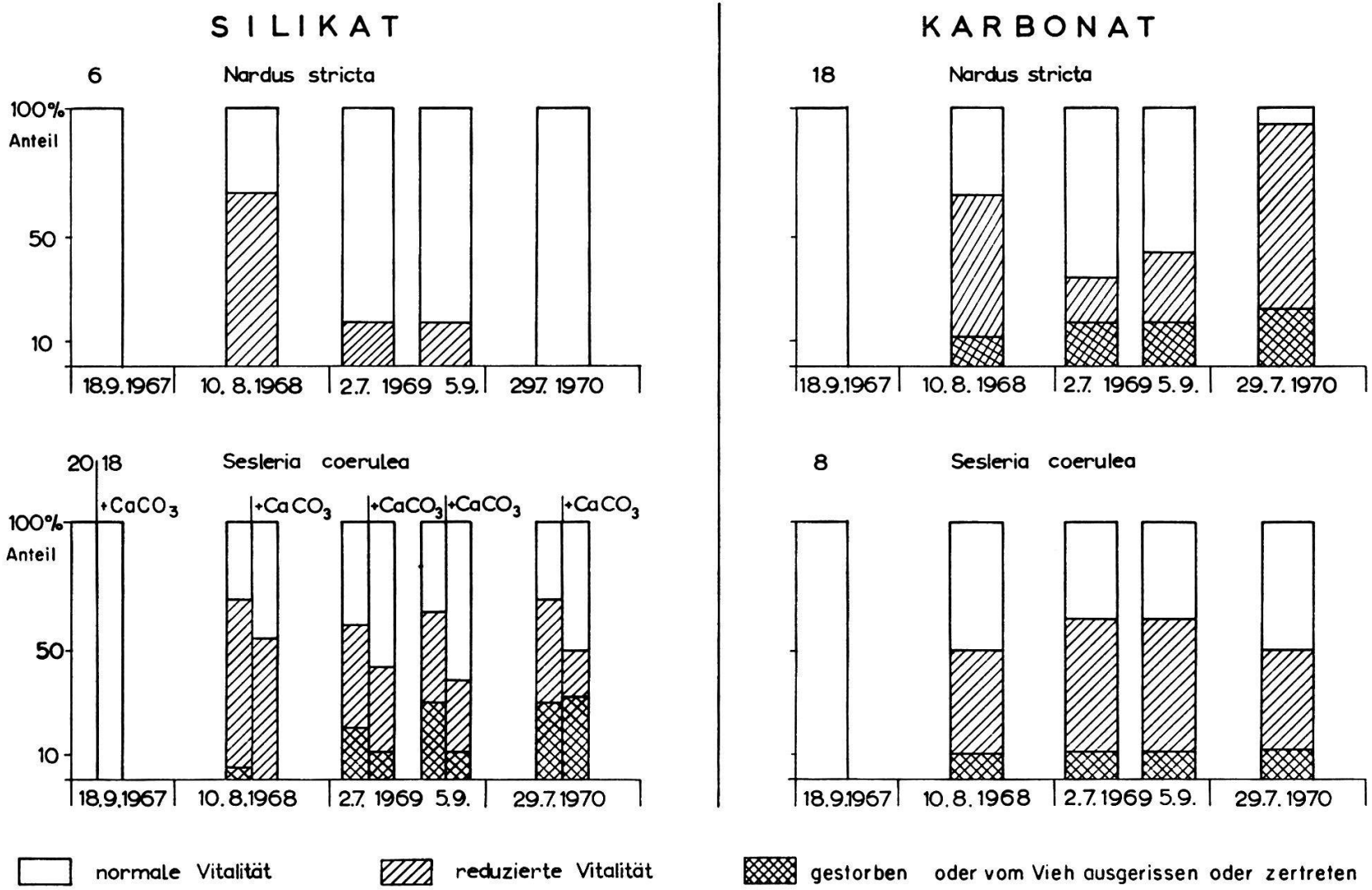

Abb. 10 Überleben und Vitalität von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in den ersten vier Jahren nach der Pflanzung (am 18.9.1967) in vegetationsfreie Pflanzlöcher in den Flächen «Gotschna Silikat 1» und «Karbonat 1»

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 cm^2; auf Karbonat ist die Horstfläche nicht sehr viel geringer (65 cm^2). Auf dem Braunerde-A_1-Boden beträgt der Wert 87 cm^2. Bei *Sesleria* in Reinkultur ergab sich auf Silikatboden eine Horstfläche/Blumentopf von 21 cm^2, auf Karbonatboden 31 cm^2 (Unterschied statistisch gesichert) und auf dem Braunerde-A_1-Boden 28 cm^2.

Viel krasser als in den Reinkulturen treten die Unterschiede zwischen den Substraten in den Mischkulturen hervor: Horstfläche/Blumentopf von *Nardus* auf Silikat 57 cm^2, auf Karbonat 25 cm^2, also weniger als halb so viel; bei *Sesleria* auf Karbonat 20 cm^2, auf Silikat nur 8 cm^2. 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 Ordinatenrichtung 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 Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	AMMONIUM Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	NITRAT Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	$\bar{\bar{x}}$	*t*-Test▲
Reinkultur	68,8		68,8 *100%*	83,3	103	93,2 135%	73,7	77,2	75,5 110%	81,2	**
SILIKAT Mischkultur	65,4		65,4 95%	59,5	60,8	60,2 87%	52,1 60,5	53,7 47,7	53,5 78%	57,1	(· 2) *
Reinkultur	61,8		61,8 90%	73,4	74,5	74,0 108%	50,9	64,6	57,8 84%	65,0	n. s.
KARBONAT Mischkultur	21,0	25,3	23,1 34%	39,4 18,7	26,3 15,8	25,0 36%	25,8	26,2	26,0 38%	24,8	(· 2)
Reinkultur	92,3	82,0	87,1 127%								
BRAUNERDE-A_1 Mischkultur	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 Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	AMMONIUM Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	NITRAT Horstfläche/Blumentopf cm²		$\bar{x}$	$\bar{\bar{x}}$	*t*-Test
Reinkultur	20,0		20,0 83%		19,7	19,7 82%	18,4	25,6	22,0 92%	20,9	n. s.
SILIKAT Mischkultur	9,8		9,8 41%	9,3	7,3	8,3 35%	8,6 8,2	8,3 8,2	8,32 35%	8,5	(·2) *
Reinkultur	24,0		24,0 *100%*	35,2	38,1	36,6 153%	33,2	26,5	29,9 125%	31,4	n. s.
KARBONAT Mischkultur	15,3	22,6	18,9 79%	17,6 21,2	21,5 25,5	21,4 89%	13,0	20,0	16,5 69%	19,6	(·2)
Reinkultur	23,6	31,7	27,6 115%								
BRAUNERDE-A_1 Mischkultur	17,0	14,3	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-A_1-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 ertragsschwächere 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.

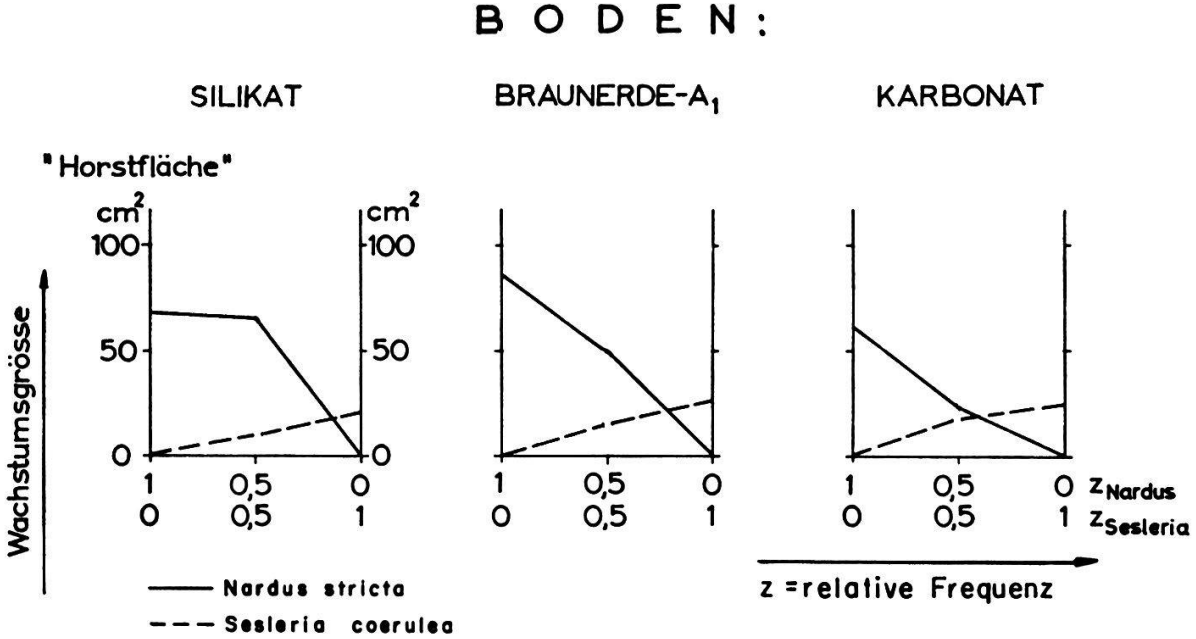

Abb. 15 Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur auf verschiedenen ungedüngten Böden, als Ersetzungsdiagramme (replacement diagrams) nach DE WIT dargestellt. Abszisse: relative Frequenz (= Pflanzdichte der Art in der betreffenden Mischung geteilt durch Pflanzdichte 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

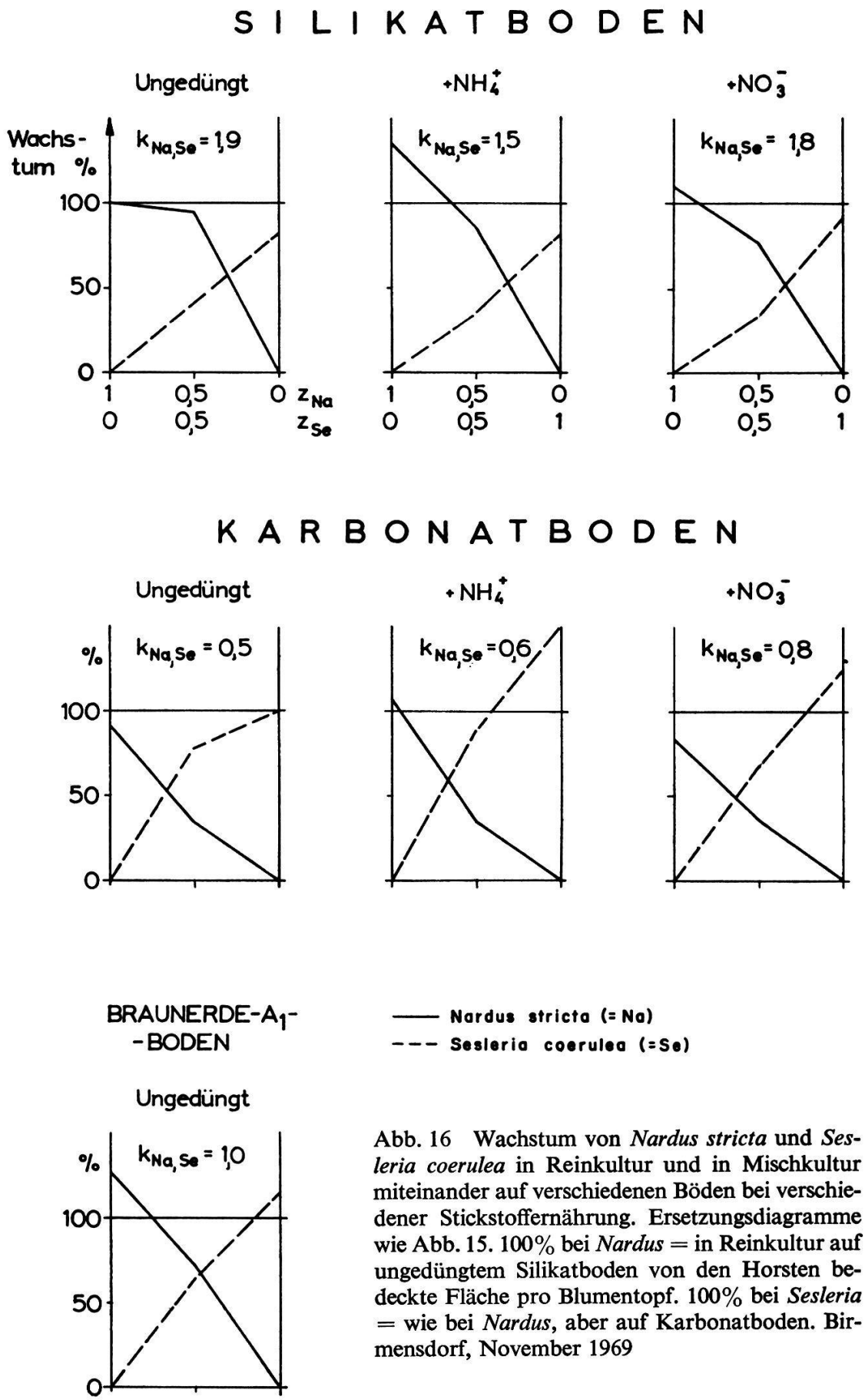

Abb. 16 Wachstum von *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen Böden bei verschiedener Stickstoffernährung. Ersetzungsdiagramme wie Abb. 15. 100% bei *Nardus* = in Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden von den Horsten bedeckte Fläche pro Blumentopf. 100% bei *Sesleria* = wie bei *Nardus*, aber auf Karbonatboden. Birmensdorf, 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 Stickstofform 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-A_1-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.

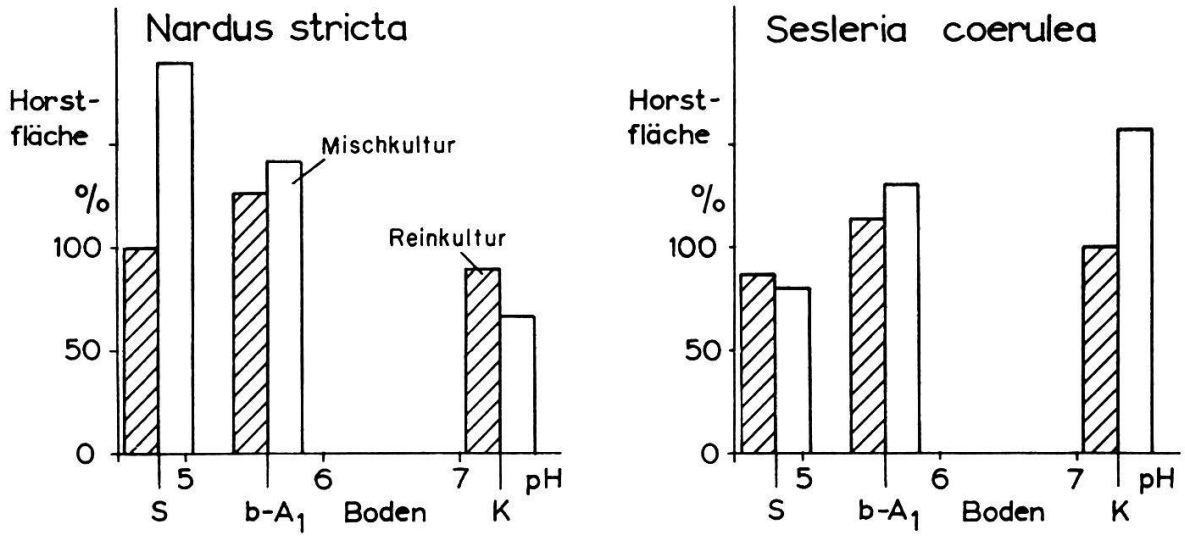

Abb. 17 Mittlere Horstfläche von *Nardus stricta* und von *Sesleria coerulea* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere Horstfläche auf demjenigen Boden, auf dem die betreffende Art in der Natur vorkommt. Birmensdorf, November 1969

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

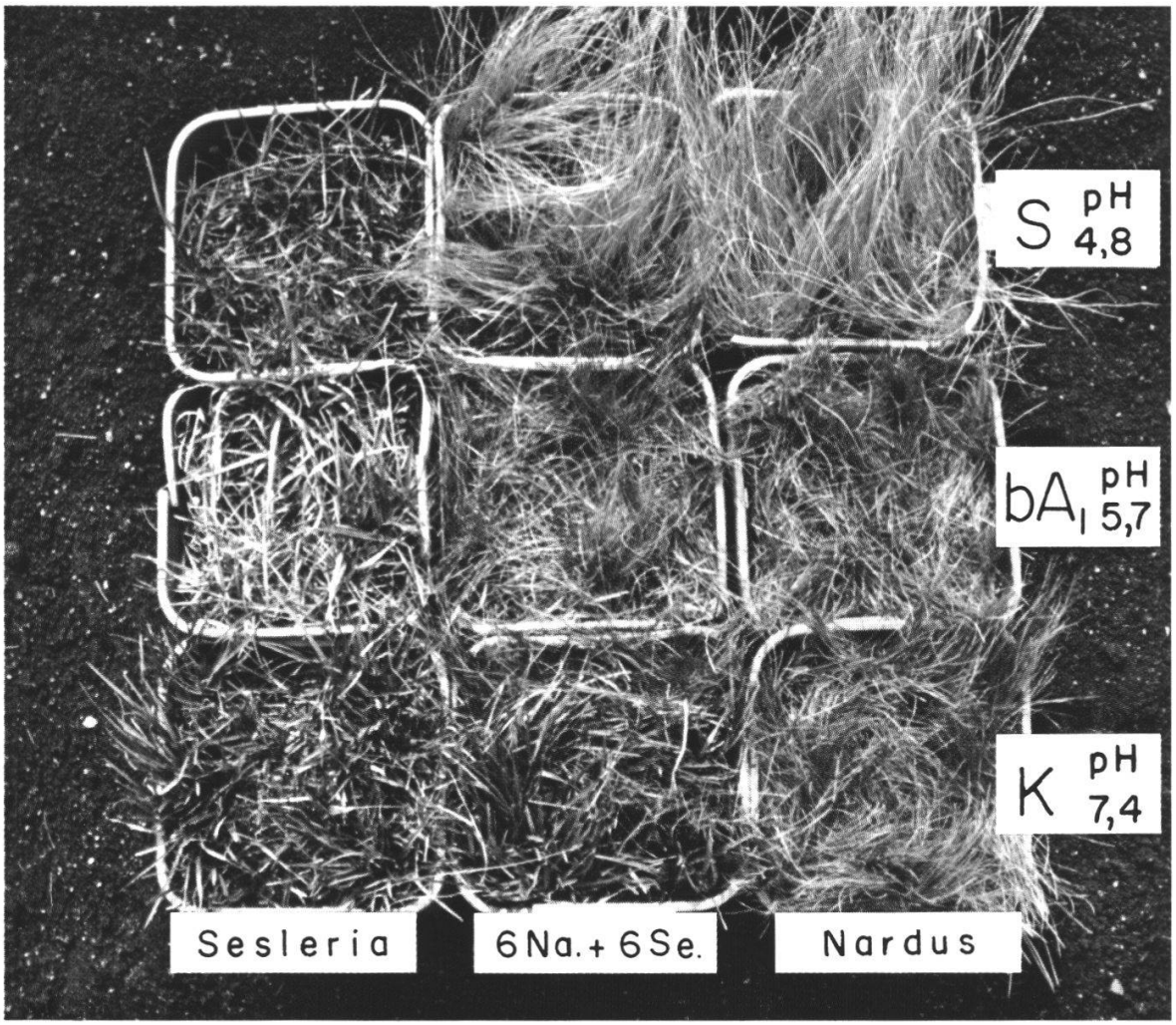

Abb. 13 Konkurrenz zwischen *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea* auf ungedüngtem Silikat-, Braunerde-A_1- und Karbonatboden. Birmensdorf, Oktober 1970, also 26 Monate nach Versuchsbeginn

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-A_1-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-A_1-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 Standortsbedingungen 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 Ertragstotale (*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 cm²		$\bar{x}$	AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$
Reinkultur		67	67	79	74	77	77	77	77
SILIKAT			*100%*			115%			115%
Mischkultur	54	70	62	64	76	70	67	66	67
			93%			105%	66	70	100%
Reinkultur		47	47	40*	40*	40*	58	43	51
KARBONAT			70%			60%*			76%
Mischkultur		6	6	20	12	14	15	22	19
			9%	11	14	21%			28%
Reinkultur	54	85	70						
BRAUNERDE-A_1			104%						
Mischkultur	65	43	54						
			81%						

Sesleria coerulea

DÜNGUNG / BODEN	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	AMMONIAK Horstfläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$
Reinkultur		24	24		37	37	39	39	39
SILIKAT			104%			161%			170%
Mischkultur	7	3	5	16	1	9	3	4	5
			22%			39%	5	7	22%
Reinkultur		23	23	32	30	31	24	20	22
KARBONAT			*100%*			135%			96%
Mischkultur		13	13	18	33	28	14	13	14
			57%	31	28	122%			61%
Reinkultur	16*	19*	18*						
BRAUNERDE-A_1			78%*						
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 Stickstofform auf das Wachstum wird in F. VIII eingegangen.

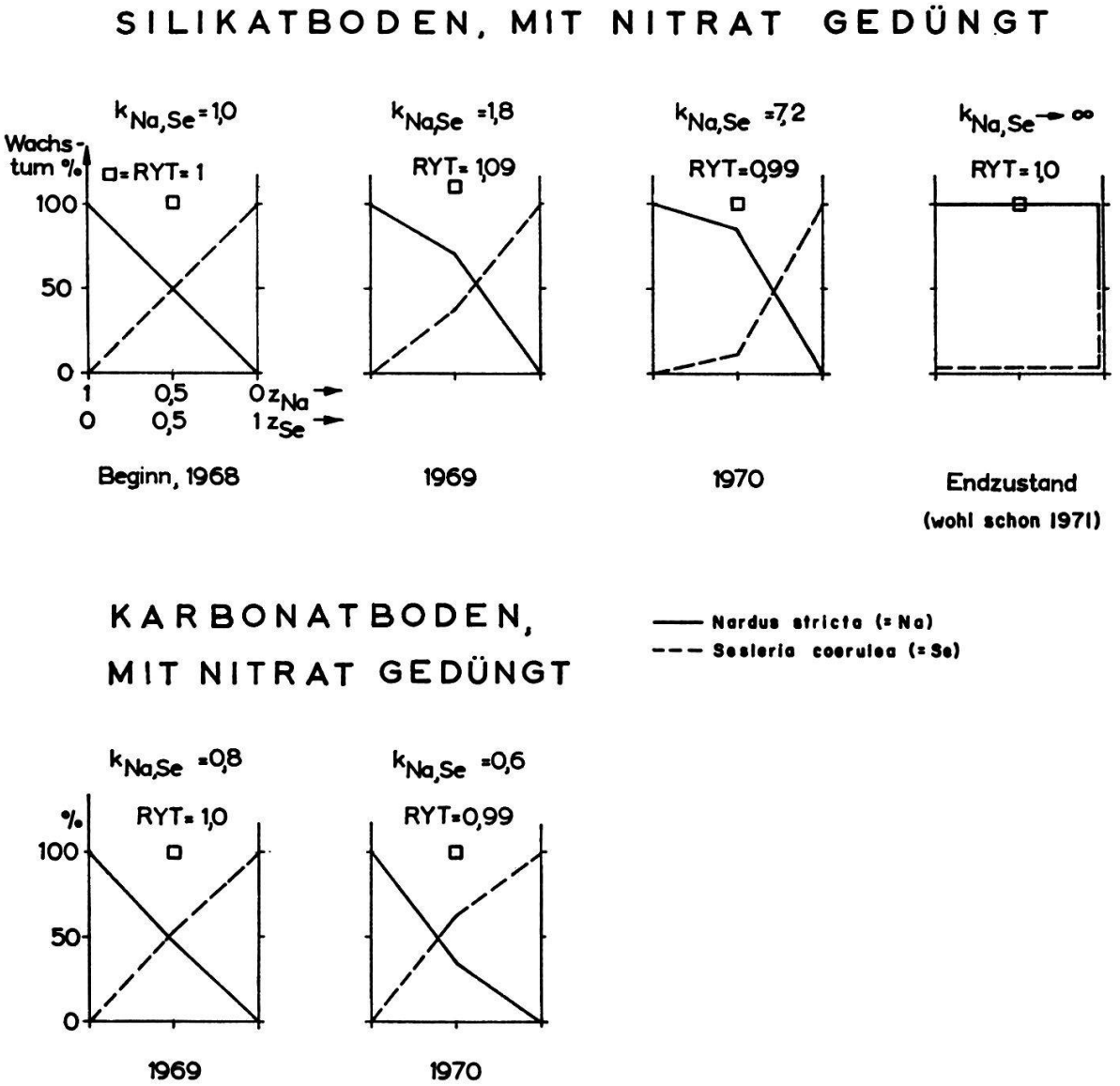

Abb. 18 Zeitliche Veränderung der Ersetzungsdiagramme der Konkurrenzversuche mit *Nardus stricta* und *Sesleria coerulea*. k = relativer Verdrängungskoeffizient von *Nardus* bezüglich *Sesleria*. *RYT* = relative yield total. Versuche in Birmensdorf

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	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf	
BODEN	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$
Reinkultur	29	29	35 29	32	28 28	28
SILIKAT		*100%*		110%		97%
Mischkultur	12	12	10 12	11	13 14	14
		41%		38%		48%
Reinkultur	9	9	4 5	5	13 13	13
KARBONAT		31%		17%		45%
Mischkultur	5	5	0,5 0,1	0,3	6 8	7
		17%		1%		24%

Sesleria coerulea

DÜNGUNG	UNGEDÜNGT Sprosse/ Blumentopf		AMMONIUM Sprosse/ Blumentopf		NITRAT Sprosse/ Blumentopf	
BODEN	Anzahl	$\bar{x}$	Anzahl	$\bar{x}$	Anzahl	$\bar{x}$
Reinkultur	50	50	48 62	55	80 50	65
SILIKAT		72%		80%		94%
Mischkultur	35	35	20 25	22	30 22	26
		51%		32%		38%
Reinkultur	69	69	16 6	11	64 59	62
KARBONAT		*100%*		16%		90%
Mischkultur	33	33	37 26	31	26 39	32
		48%		45%		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 Standortsbedingungen 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 Stickstofform 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 cm^2/Blumentopf, auf dem Karbonatboden hingegen nur 441 cm^2. 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

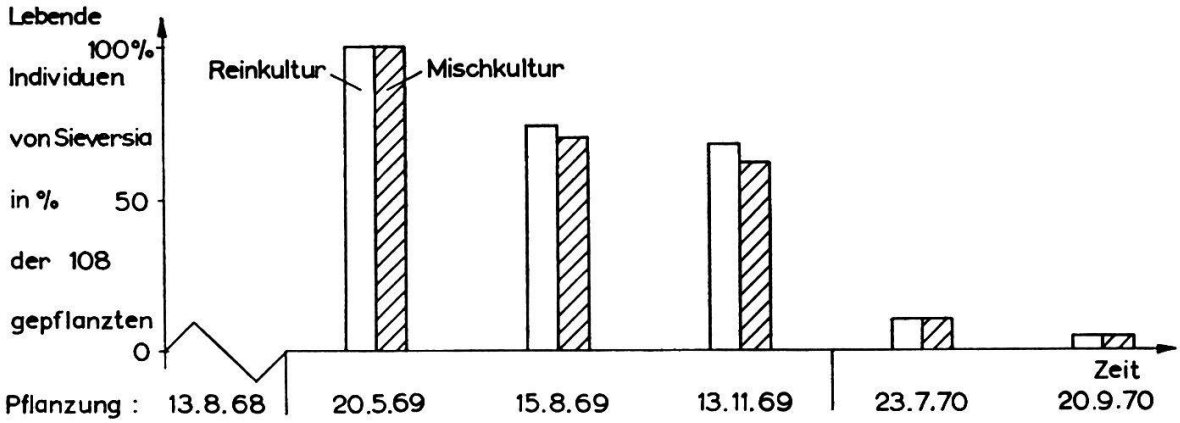

Abb. 19 Absterben von *Sieversia montana* auf Karbonatboden in Birmensdorf

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 / BODEN	UNGEDÜNGT Rosettenanzahl/ Blumentopf		$\bar{x}$	AMMONIUM Rosettenanzahl/ Blumentopf		$\bar{x}$	NITRAT Rosettenanzahl/ Blumentopf		$\bar{x}$	$\bar{\bar{x}}$	*t*-Test
Reinkultur	25		25 *100%*	31	27	29 116%	24	27	25,5 102%	26,8	n. s.
SILIKAT Mischkultur	14		14 56%	16	16	16 64%	17 12	14 11	13,5 54%	14,3	(· 2) ***
Reinkultur	11		11 44%	9		9 36%	10	11	10,5 42%	10,3	n. s.
KARBONAT Mischkultur	6	5	5,5 22%	5	4	4,5 18%	5	5	5 20%	5,0	(· 2)
Reinkultur△	7	9	8 32%	△ nur 8 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt							
BRAUNERDE-A_1 Mischkultur▲	6	8	7 28%	▲ 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. Birmensdorf, November 1969, also 15 Monate nach Versuchsbeginn

DÜNGUNG / BODEN	UNGEDÜNGT Bedeckte Fläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	AMMONIUM Bedeckte Fläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	NITRAT Bedeckte Fläche/ Blumentopf cm²		$\bar{x}$	$\bar{\bar{x}}$	*t*-Test
Reinkultur	420,9		420,9 142%	408,1	460,5	434,3 147%	548,0	745,3	646,7 218%	516,6	***
SILIKAT Mischkultur	63,3		63,3 21%	144,7	155,4	150,0 51%	215,8 121,5	176,6	171,3 58%	146,2	(· 2) n. s.
Reinkultur	296,1		296,1 *100%*	475,3	468,5	471,9 159%	494,1	473,7	483,9 163%	441,5	*** n. s.
KARBONAT Mischkultur	241,0	241,1	241,1 81%	306,4	232,2	269,3 91%	308,6	257,7	283,2 96%	264,5	(· 2)
Reinkultur△	284,2	258,2	271,2 92%	△ nur 8 Pflanzen pro Blumentopf gepflanzt							
BRAUNERDE-A_1 Mischkultur▲	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

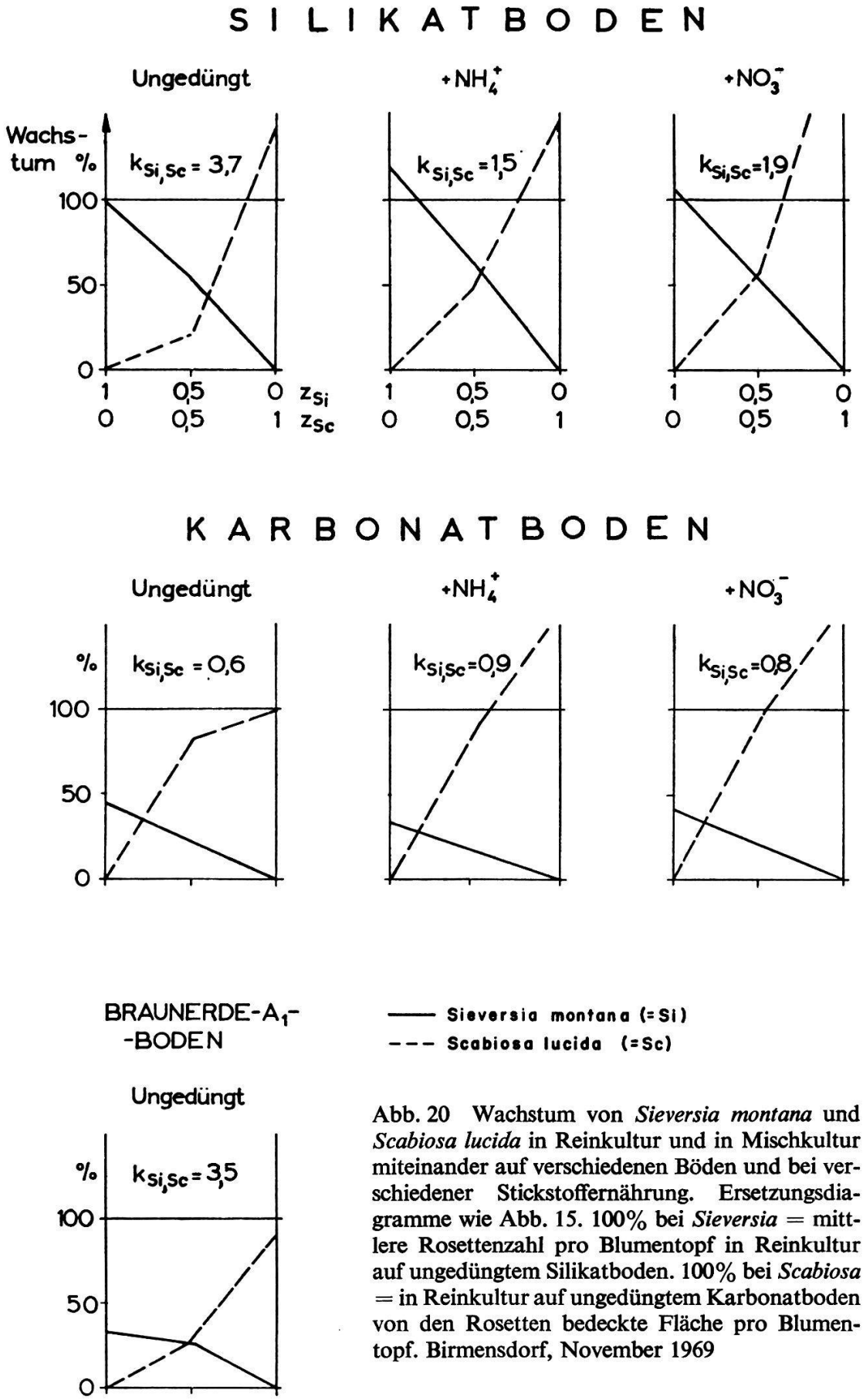

Abb. 20 Wachstum von *Sieversia montana* und *Scabiosa lucida* in Reinkultur und in Mischkultur miteinander auf verschiedenen Böden und bei verschiedener Stickstoffernährung. Ersetzungsdiagramme wie Abb. 15. 100% bei *Sieversia* = mittlere Rosettenzahl pro Blumentopf in Reinkultur auf ungedüngtem Silikatboden. 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 cm^2/Blumentopf einnimmt, also etwa 30% der Rosettenfläche in Reinkultur (Unterschied statistisch gesichert). Ähnlich liegen die Verhältnisse auf dem Braunerde-A_1-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 cm^2 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-

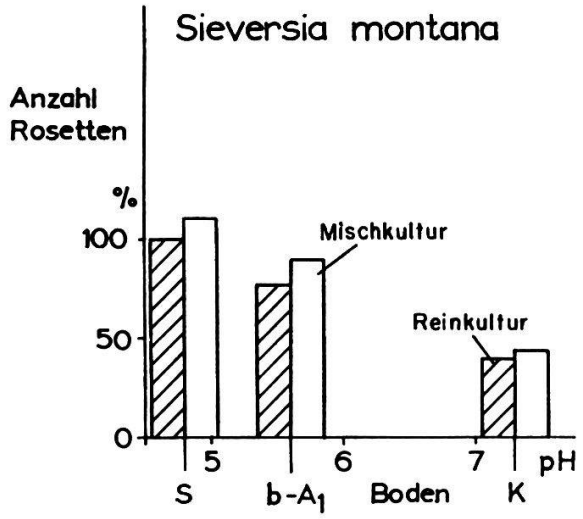

Abb. 21 Mittlere Anzahl Rosetten pro Individuum von *Sieversia montana* in Reinkultur und in Mischkultur mit *Scabiosa lucida* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere Rosettenanzahl in Reinkultur auf Silikatboden. Birmensdorf, November 1969

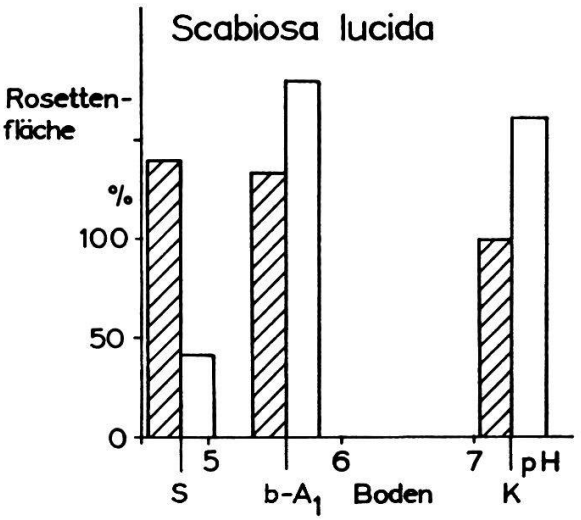

Abb. 22 Von einer Rosette von *Scabiosa lucida* vollständig bedeckte Fläche (= Rosettenfläche) in Reinkultur und in Mischkultur mit *Sieversia montana* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = Rosettenfläche in Reinkultur auf Karbonatboden. Birmensdorf, November 1969

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

Scabiosa lucida

DÜNGUNG	UNGEDÜNGT Blätter ≧ 3 cm/ Blumentopf		AMMONIUM Blätter ≧ 3 cm/ Blumentopf		NITRAT Blätter ≧ 3 cm/ Blumentopf	
BODEN	Anzahl	$\bar{x}$	Anzahl	$\bar{x}$	Anzahl	$\bar{x}$
Reinkultur	21	21	2 2	2	12 35	24
SILIKAT		57%		5%		65%
Mischkultur	20 (5)	20	0 0	0	27 30	27
		54%		0%	24	73%
Reinkultur	37	37	2 0 17	6	41 39	40
KARBONAT		*100%*		16%		108%
Mischkultur	20 17	19	0 4 0	1	27 22	25
		51%		3%		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 Stickstofform 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 cm²		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf cm²		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf cm²	
Carex sempervirens von Silikat	SILIKAT	49	*100%*	45	92%	59	120%
	KARBONAT	23	47%	31	63%	25	51%
	BRAUNERDE-A_1	41	84%				
Carex sempervirens von Karbonat	SILIKAT	23	115%	17	85%	23	115%
	KARBONAT	20	*100%*	25	125%	18	90%
	BRAUNERDE-A_1	28	140%				

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-A_1-Boden war etwa anderthalbmal so gut. Das Wachstum der Karbonatsippe auf den verschiedenen Substraten war uneinheitlich. Am besten war jenes auf dem Braunerde-A_1-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 Stickstofform, an die die Karbonatsippe theoretisch besser angepaßt sein sollte als die Silikatsippe. Auf Einzelheiten des Einflusses der Stickstofform 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	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf	
	BODEN	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$
Carex sempervirens 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%				
Carex sempervirens 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	UNGEDÜNGT Horstfläche/ Blumentopf		AMMONIUM Horstfläche/ Blumentopf		NITRAT Horstfläche/ Blumentopf	
	BODEN	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$	cm²	$\bar{x}$
Carex sempervirens von Silikat	SILIKAT	11 12	12 *100%*	7 8	8 67%	18 17	18 150%
	KARBONAT	7 8	8 67%	5 6 8	6 50%	8 8	8 67%
Carex sempervirens von Karbonat	SILIKAT	5 6	6 86%	6 5	6 86%	8 7 6	7 100%
	KARBONAT	7 7	7 *100%*	4 5 7	5 71%	6 6	6 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 xeromorphere Blätter hat. Auf dem Braunerde-A_1-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-A_1-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-A_1-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-A_1-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

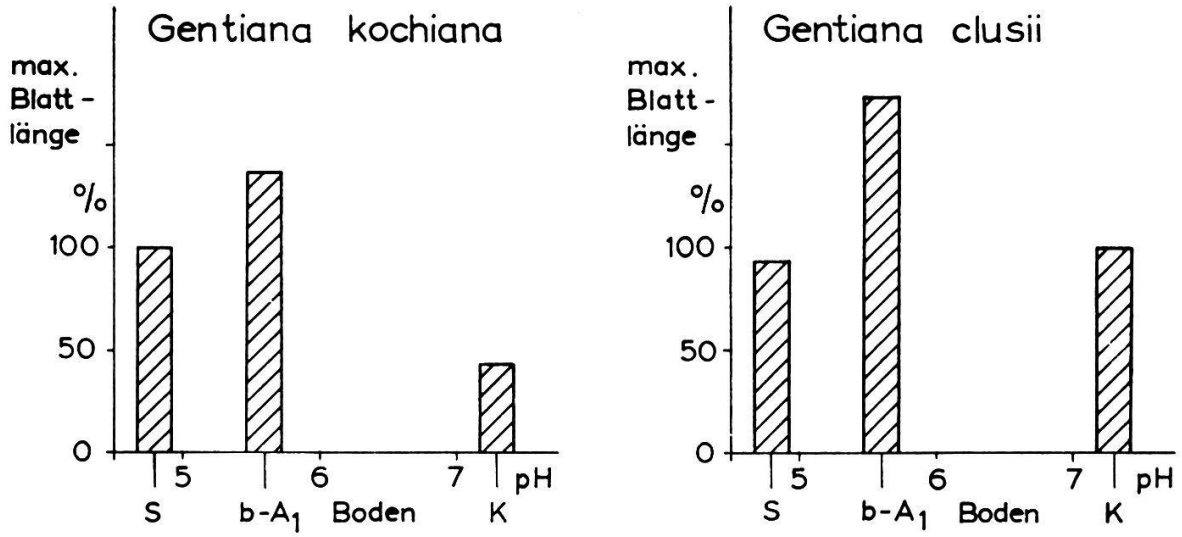

Abb. 23 Mittlere maximale Blattlänge von *Gentiana kochiana* und *G. clusii* auf verschiedenen ungedüngten Böden. 100% = mittlere maximale Blattlänge auf demjenigen Boden, auf dem die Art in der Natur vorkommt. Birmensdorf, November 1969

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-A_1-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-A_1-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-A_1-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 (∅ 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 Stickstofformenversuche 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 Stickstofformenversuche 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 Stickstofformen 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 Stickstofform 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 Stickstofform 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 Stickstofformen 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 1,3mal 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 übrigens 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.