

Diss. Nr. 4627

# **Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden**

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

Abhandlung  
zur Erlangung der Würde eines  
Doktors der Naturwissenschaften  
der  
Eidgenössischen Technischen Hochschule  
Zürich

vorgelegt von  
**ANDREAS GIGON**  
dipl. Natw. ETH  
geboren am 6. Mai 1942  
von Basel und von Goumois, Kanton Bern

Angenommen auf Antrag von  
Prof. Dr. E. Landolt, Referent  
Prof. Dr. F. Richard, Korreferent

1971, Zürich, Buchdruckerei Berichthaus

## Zusammenfassung

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

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

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

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

### Ergebnisse:

1. Auf und in vegetationsfreiem Karbonatboden sind die Temperaturmaxima und die exponentiellen Temperaturmittel ( $eT$ ) wesentlich höher als in entsprechendem Silikatboden, wofür vor allem der verschiedene Wassergehalt verantwortlich ist. An vegetationsbedeckten Stellen sind die Temperaturmaxima und  $eT$  auf Karbonat jedoch weniger hoch als auf Silikat, weil die Vegetation auf Karbonat, wo vorhanden, höher und dichter ist (S. 56–66).
2. Die Wassergehalte des Silikatbodens sind im allgemeinen wesentlich höher als die des Karbonatbodens. In den Desorptionskurven von unter Vegetation entnommenen Feinerdeproben bestehen zwischen Silikat und Karbonat keine wesentlichen Unterschiede. Wegen des viel größeren Skelettgehaltes, der geringeren Gründigkeit und der übermäßigen Durchlässigkeit sind die Pflanzen auf Karbonat aber trotzdem viel schlechter mit Wasser versorgt als auf Silikat (S. 66–71).
3. Die Abbildungen 8 und 9 geben eine Übersicht über chemische Bodeneigenschaften (S. 71–81). Bemerkenswert ist:
  - a. Der Karbonatgehalt der *Seslerietum*-Böden beträgt zwischen 2 und 70%. Offenbar ist für die Ausbildung des *Seslerietum* nur (und wohl nur indirekt) wesentlich, ob Karbonat vorhanden ist oder nicht; die Menge spielt oberhalb eines bestimmten Schwellenwertes keine wesentliche Rolle (S. 72–73).

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

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

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

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

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

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

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

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

69 Arten kommen im *Nardetum* vor:

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

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

66 Arten kommen im *Seslerietum* vor:

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

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

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

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

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

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

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

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

## Résumé

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

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

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

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

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

### Résultats:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

69 espèces se trouvent dans le *Nardetum* :

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

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

66 espèces se trouvent dans le *Seslerietum*:

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

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

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

Au moins dix d'entre elles sont polymorphes.

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

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

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

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

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

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

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

## Summary

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

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

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

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

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

### Results:

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

69 species grow in the *Nardetum*:

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

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

66 species grow in the *Seslerietum*:

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

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

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

Some of the 17 polymorphic species have different edaphic ecotypes on the two substrats (p. 131–135).

11. An ecological survey shows that the calcareous soil should be considered a widely distributed extreme habitat.

An explanation is provided for the greater productivity of the *Seslerietum* than of the *Nardetum*.

Figure 24 shows the decisive independent environmental factors, factors immediately effective on the plant, the web of interrelationships between these two kinds of factors, and the dependent biotic factors of the *Nardetum* and the *Seslerietum* (p. 126–131).

12. The question: "Which is the main reason for the floristic difference between the *Nardetum* and the *Seslerietum*?" is answered as follows:

The unbalanced ratio between the different ions in the calcareous soil is the combination of factors which, alone or in combination with other factors is responsible for the absence of the greatest number of *Nardetum*-species from the *Seslerietum*.

The competition from the *Nardetum*-species is the factor, always dependent upon other factors, which is responsible for the absence of the greatest number of *Seslerietum*-species from the *Nardetum* (p. 135–138).