Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 41 (1970-1971)

Artikel: Vegetation und Ökologie einer Doline im Wald des Grand Risoux VD

Autor: Pfadenhauer, Jörg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377673

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: 16.07.2025

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

Vegetation und Ökologie einer Doline im Wald des Grand Risoux VD

von Jörg Pfadenhauer

1. Einleitung

Während meines Aufenthaltes in der Schweiz im Jahr 1970 befasste ich mich ausser mit der vergleichenden Ökologie der Plateau-Tannenwälder im westlichen Aargauer Mittelland (Pfadenhauer 1971) auch mit der Untersuchung der Vegetationsgürtel an Hängen des Schweizer Jura, speziell am Chasseral und Weissenstein. Hierbei sollte vor allem die Frage geklärt werden, wie sich das *Abieti-Fagetum* in mittleren Höhenlagen vom tiefer gelgenen *Cephalanthero-Fagetum* und dem höher gelegenen *Aceri-Fagetum* klimatisch abgrenzen lässt. Die Analyse erfolgte mittels neun Klimastationen, die auch noch während der Vegetationsperiode 1971 betrieben werden sollen, da erst dann eine Auswertung der Messdaten sinnvoll erscheint. Die räumliche Anordnung der erwähnten Pflanzengesellschaften ist also in erster Linie klimatisch bedingt.

Auf kleinräumigen Standorten findet eine Vegetationsumkehr in Schluchten, an steilen Schutthängen und in Kaltluftbecken statt, deren oberer Rand mehr Licht und Wärme empfängt als der Talgrund. Diese Erscheinung ist schon lange bekannt (Beck von Mannagetta 1901); sie wurde von Horvat (1949, 1953 und 1961) an Hand der Karstdolinen (Ponikven) in Kroatien ausführlich dargestellt. Die Entstehung dieser Dolinen ist eine Folge der Durchlässigkeit und Löslichkeit des Kalkes, und zwar unter einer oberflächlichen Bedeckung des stark zerklüfteten Kalkgesteins mit einem Lockerboden, zumeist Waldboden, der infolge der Erweiterung der Klüfte durch Regenwasser langsam oder, bei Vorhandensein einer grösseren, röhrenförmigen Kluft, ruckweise nachsinkt (v. Terzaghi 1913, zit. aus Machatschek 1964). Den von der Pflanzendecke gelieferten Säuren kommt für die Lösung des Gesteins somit besondere Bedeutung zu.

Es erschien reizvoll, die Umkehr oben genannter Vegetationsstufen, wie sie am freien Hang auftreten, in einer Ponikve des Jura zu studieren. Für diesen Zweck musste eine Doline ausgewählt werden, die eine annähernd kreisförmige, geschlossene Hohlform darstellt, so dass kein Kaltluftabfluss stattfindet. Sie musste ferner so tief wie möglich sein und einen entsprechend grossen Durchmesser sowie möglichst gleichmässig geneigte, nicht zu steile und nicht von Felsabstürzen unterbrochene Hänge aufweisen.

Eine Doline dieser Art konnte im Wald des Grand Risoux westlich Le Sentier (Vallée de Joux) ausfindig gemacht werden. Sie liegt in unmittelbarer Nähe der Staatsgrenze am Chemin du Chalet Capt (Koordinaten 500,48/161,23) in

1330 m Meereshöhe. Der gesamte Grand Risoux ist ausserordentlich stark verkarstet. Das unübersichtliche, bis zur Grenze leicht ansteigende Gelände ist mit relativ naturnahen *Abieti-Fageten* bedeckt, die plenterwaldartig bewirtschaftet werden. In den zahlreichen, zum Teil miteinander verbundenen Dolinen bleibt der Schnee oft bis Mitte Juli liegen, während auf den Randflächen die Vegetation bereits voll entfaltet ist (vgl. Creux de Glace am Chasseral). Die Wirkung der Kaltluftseen, die naturgemäss im Frühjahr am stärksten vegetationswirksam werden, wird durch das Fehlen von Buche und Tanne deutlich (vgl. dazu die Frostlöcher bei Le Pont: PILLICHODY 1921). Die grösste Doline, Creux du Lances, liegt auf französischem Gebiet und besitzt einen Durchmesser von fast 700 m und eine Tiefe von 50 m.

Die Untersuchung musste sich auf die Vegetation und den Boden beschränken, da klimatologische Messungen aus zeitlichen und technischen Gründen leider nicht möglich waren. Für die bodenphysikalischen und bodenchemischen Analysen, die im Labor des Geobotanischen Instituts an der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, durchgeführt werden konnten, danke ich sehr herzlich Frau M. SIEGL und Frl. T. EGLOFF. Für die Möglichkeit zur Untersuchung von laktatlöslichem Phosphat und Kali an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, bin ich Herrn Dr. HOFER zu Dank verpflichtet.

Abkürzungsverzeichnis

A	*Abieti-Fagetum* an dem nach SW exponierten Hang
B	*Abieti-Fagetum* an dem nach NO exponierten Hang
C	Hochstaudenflur im Dolinengrund
$CaCO_3$ %	Karbonatgehalt (% TG)
H_a^+	austauschbare Wasserstoffionen (mval/100 g TB)
HOH %	Wassergehalt der Frischproben (% TG)
Humus %	Gehalt des Bodens an organischer Substanz (% TB)
K_2O_L	laktatlösliches Kali (mg/100 g TB)
KUK	Kationenumtauschkapazität (mval/100 g TB)
NH_4^+—N_{ak}	innerhalb 6 Wochen akkumuliertes Ammoniumion (mg/100 g TG)
NO_3^-—N_{ak}	innerhalb 6 Wochen akkumuliertes Nitration (mg/100 g TG)
NH_4^+—N_{mom}	Ammoniumgehalt in der Frischprobe (mg/100 g TG)
NO_3^-—N_{mom}	Nitratgehalt in der Frischprobe (mg/100 g TG)
N_{ak}	NH_4^+—N_{ak} + NO_3^-—N_{ak}
N_{tot}	Gesamtstickstoff (% TB)
P_2O_{5L}	laktatlösliches Phosphat (mg/100 g TB)
P1, P2, ... P20	Nummer der Probeflächen des Transekts
S-Wert	Summe der austauschbaren Metallkationen (*KUK* — H_a^+; mval/100 g TB)
TB	Gewicht des luftgetrockneten Bodens
TG	Gewicht des bei 105 °C getrockneten Bodens
T-Wert	= *KUK*
V %	Basensättigungsgrad
Benützte Floren:	Flora Europaea, Bd. 1 und Bd. 2, 1964/1968
	ROTHMALER (1966)
	BERTSCH (1959)

2. Methodik

Das kleinräumige Mosaik der Vegetation liess eine Komplexkartierung, wie sie bei PFADENHAUER und KAULE (1972) beschrieben wird, angebracht erscheinen.

Hierzu wurde durch Staffelmessung ein 5-m-Raster abgesteckt und durch ein Nivellement die relative Höhe der Eckpunkte dieses Rasters festgelegt. Danach konnten die Höhenlinien in einem Horizontalabstand von 1 m eingetragen werden.

Die Vegetation wurde mit Hilfe möglichst kleiner homogener Flächen ohne Berücksichtigung der Baumschicht erfasst. Die Vegetationsaufnahmen wurden in einer Tabelle zusammengefasst (Tabelle im Anhang). Die sich hieraus ergebenden Einheiten wurden in der Vegetationskarte mit Rastersignaturen dargestellt. In diese Karte wurden ferner sämtliche Bäume eingezeichnet und der Schattenriss ihrer Kronen bei senkrechter Projektion eingetragen. Einzelsignaturen erhielten diagnostisch wichtige Arten, wie *Chaerophyllum hirsutum*, *Cicerbita alpina*, *Veratrum album*, *Festuca sylvatica*, *Carex sylvatica*, *Dryopteris filix mas*, *Carex digitata*, *Lysimachia nemorum* und *Valeriana montana* sowie der Jungwuchs von *Fagus sylvatica* und *Sorbus aucuparia*.

Um edaphische Faktoren mit der Vegetation in Beziehung setzen zu können, wurden entlang eines Transekts vom Nordost- zum Südwesthang durch den Mittelpunkt der Doline 1 m^2 grosse Probeflächen im Abstand von 2,5 m ausgelegt (Gradientenanalyse nach WHITTAKER 1967, vgl. auch PFADENHAUER 1971), in denen sämtliche Pflanzenarten notiert wurden und ihre Artmächtigkeit geschätzt wurde. Nach Entfernung der zum Teil sehr mächtigen Moosschicht wurden Bodenproben aus 0–5 und 5–15 cm Tiefe entnommen und darin folgende Bodenfaktoren bestimmt:

- Proben aus 0–5 cm Tiefe: pH, Kalkgehalt ($CaCO_3$ % TG), Wassergehalt (HOH % TG), Gesamtstickstoff (N_{tot} % TB), Gehalt an organischer Substanz (Humus % TB), C/N-Verhältnis, Ammonifikation und Nitrifikation (innerhalb 6 Wochen in der Feuchtkammer ausgebrütetes Ammonium- bzw. Nitration $NH_4^+ - N_{ak}$ bzw. $NO_3^- - N_{ak}$ in mg/100 g TG).
- Proben aus 5–15 cm Tiefe: pH, Kalkgehalt ($CaCO_3$ % TG), Wassergehalt (HOH % TG), Kationenumtauschkapazität (*KUK* mval/100 g TB), austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+ mval/100 g TB), *S*-Wert (mval/100 g TB), laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L} und K_2O_L in mg/100 g TB) und Basensättigungsgrad (*V* %).

Die einzelnen Analysen wurden nach denselben Methoden wie bei PFADENHAUER (1971) durchgeführt. Sie erfolgten damit im wesentlichen nach Methoden der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau (H_a^+, P_2O_{5L}, K_2O_L), nach SCHLICHTING und BLUME (1966; *KUK* nach SCHACHTSCHABEL, N_{tot} nach KJELDAHL, Humus % durch nasse Verbrennung, Nitrifikation und Ammonifikation nach ZÖTTL, $CaCO_3$ % nach PASSON) und STEUBING (1965).

3. Ergebnisse

3.1 *Die Vegetation*

Die Verteilung und Zusammensetzung der Vegetation ist in erster Linie von den klimatischen Faktoren Licht und Temperatur abhängig. Der der Sonne

zugewandte Hang (SW-Hang) erhält mehr Licht und Wärme und ist trockener als der luftfeuchte, schattige NO-Hang[△]. Kühl und feucht ist aber vor allem der Grund der Doline. Langandauernde Schneebedeckung und das von den Hängen herabfliessende Niederschlagswasser ermöglichen eine reichliche Durchfeuchtung des Bodens während der gesamten Vegetationsperiode. Kaltluftseen, deren Wirkung vor allem im Frühjahr die Vegetation entscheiden beeinflusst, verhindern das Gedeihen fast sämtlicher Holzgewächse, vor allem der Buche, die stark spätfrostgefährdet ist. Aber auch Fichte und Tanne können sich nicht halten. Lediglich *Sorbus aucuparia*, eine *Salix*-Art und *Acer pseudoplatanus* vermögen noch kümmerlich zu existieren. Dagegen stockt auf den Dolinenhängen ein Mischbestand aus Buche und Fichte, dem vereinzelt auch die Tanne beigemischt ist.

Demgemäss können wir zunächst zwei Vegetationseinheiten feststellen. Einmal sind die Hänge mit dem für das gesamte Waldgebiet des Grand Risoux in dieser Höhenlage charakteristischen *Abieti-Fagetum* bewachsen (*A* und *B*), das durch die azidophilen Moose *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiochila asplenioides* und *Hylocomium splendens* sowie durch *Vaccinium myrtillus*, *Luzula sylvatica*, *Melampyrum sylvaticum*, *Hieracium sylvaticum* und *Festuca sylvatica* gekennzeichnet ist. Diese Arten werden durch die Trennartengruppe D 1 in der Vegetationstabelle zusammengefasst. Die Baumschicht besteht in erster Linie aus Fichte und Buche.

Sie fehlt am Grund der Doline, wo eine dem *Aceri-Fagetum* entsprechende Hochstaudenflur herrscht (*C*), wie man sie in der alpinen Region auf stickstoffreichem Boden antrifft. Hier wuchern Herden von *Chaerophyllum hirsutum* und *Cicerbita alpina*, denen *Ranunculus lanuginosus*, *Crepis paludosa*, *Alchemilla glabra*, *Rumex arifolius*, *Veratrum album* und die Moose *Eurhynchium striatum* und *Eurhynchium swartzii* beigemischt sind (D 5). Das Gedeihen dieser Arten wird gemeinhin auf gute Durchfeuchtung, starke Nitratnachlieferung und Zufuhr von nährstoffreichem Feinmaterial zurückgeführt. Nach ELLENBERG (1963, S. 554) ist vor allem der Stickstoff- und Phosphorreichtum des oberflächlich zusammenrinnenden Niederschlagswassers die Ursache für das Entstehen dieser ausserordentlich fruchtbaren Böden. Die grosse biologische Aktivität ermöglicht eine rasche Zersetzung des mächtigen, abgestorbenen Krautmaterials. Durch das Fehlen einer Baumschicht entspricht die Vegetation den Hochstaudenfluren der alpinen und subalpinen Gebirgsstufe und erinnert an den Unterwuchs des *Aceri-Fagetum*.

Das *Abieti-Fagetum* am Hang gliedert sich durch die unterschiedlichen Licht- und Temperaturverhältnisse je nach Exposition in zwei Ausbildungen (*A* bzw. *B*), ähnlich wie dies für grossräumige Verhältnisse an offenen Jurahängen der Fall ist. Höhere Luftfeuchtigkeit begünstigt am NO-Hang die Arten der Trennartengruppe D 4, die man sonst gerne in Schluchtwäldern (*Phyllitido-Aceretum*,

[△] Im folgenden wird der der Sonne zugewandte Hang als SW-Hang, der der Sonne abgewandte Hang als NO-Hang bezeichnet

Arunco-Aceretum) vorfindet, nämlich *Saxifraga rotundifolia*, *Dryopteris filix mas*, *Phyteuma spicatum*, *Oxalis acetosella*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera nigra*, *Asplenium viride* und *Rosa pendulina (B)*. Der Boden enthält so viel grobblockiges Skelett, dass man teilweise von einer – allerdings verfestigten – Blockhalde sprechen kann. Sie ist bei der Bildung der Doline durch Gesteinszerrüttung entstanden. Am SW-Hang dagegen, wo das Skelett feiner, die Inklination geringer ist und der Boden durch grössere klimatische Begünstigung stärker verwittert, gedeihen Arten, die auch am Grund der Doline vorkommen, nämlich *Knautia sylvatica*, *Primula elatior*, *Rubus idaeus*, *Cardamine heptaphyllos*, *Thalictrum flavum*, *Centaurea montana* und *Lamiastrum montanum* (D2; Vegetationseinheit *A*). Die Humusauflage ist hier besser zersetzt; es handelt sich meist um Moder, während am NO-Hang deutlich wenig zersetzter Rohhumus unter der mächtigen verfilzten Moosschicht auftritt.

Hochstauden wie *Chaerophyllum hirsutum*, *Cicerbita alpina* und *Veratrum album*, die in der Vegetationskarte mit Einzelsignaturen dargestellt wurden, gedeihen vorwiegend am Grund der Doline innerhalb des waagrecht schraffierten Gebietes und greifen nur selten in das *Abieti-Fagetum* der Dolinenhänge über. Die Grenze ihres Vorkommens liegt in unterschiedlicher Höhe je nach Exposition; sie ist am tiefsten (bei 2–4 m über dem Dolinengrund) am S- bis SW-Hang und am höchsten (bei 6–7 m über dem Dolinengrund) am rein nach Norden ausgerichteten Hang. Oben genannte Arten gedeihen auch in den kleinen «Seitentälchen» der Doline, die durch zentrifugale Ausbuchtungen der Höhenlinien in der Vegetationskarte dargestellt sind.

Man erkennt ferner, dass der luftfeuchte Lagen bevorzugende Farn *Dryopteris filix mas* sich in erster Linie am NO-Hang in *B* aufhält und am SW-Hang in *A* nur dort gedeiht, wo eine gewisse Luftfeuchtigkeit durch starke Baumbeschattung gewährleistet ist. Dasselbe gilt für *Festuca sylvatica*, der bekanntlich auch im *Abieti-Fagetum* der Jurahänge mit Vorliebe auf nordexponierten Hängen auftritt (Moor 1952).

Schliesslich sei noch kurz auf die abweichende Vegetation entlang eines Holzabfuhrweges eingegangen. Auf ihm haben sich die Arten *Alchemilla hybrida*, *Veronica chamaedrys*, *Carex sylvatica*, *Silene dioica* und *Deschampsia caespitosa* angesiedelt (D3), von denen vor allem die Letztgenannte auf Bodenverdichtung durch Tritt hinweist; auf skelettreichen, aber feinerdearmen Standorten, die zudem nicht beschattet sind, häufen sich *Hypericum perforatum*, *Rubus saxatilis*, *Carex digitata* und *Aster bellidiastrum* (D6). *Valeriana montana* (D8) gedeiht ebenfalls auf stark skeletthaltigen Böden am SW-Hang, aber im Bereich der Hochstaudenflur.

Die Verteilung der einzelnen Arten entlang des Transekts zeigt Abbildung 1 im Anhang. Die Zugehörigkeit jeder Art zu einer bestimmten Trennartengruppe der Vegetationstabelle ist durch deren Nummer (D1, D2 usw.) vor jeder Art angegeben. Die Lage des Transekts ist aus der Vegetationskarte ersichtlich. Danach verläuft es vom oberen Rand des NO-Hanges zum oberen

Rand des SW-Hanges durch den tiefsten Punkt der Doline, schneidet damit alle drei oben beschriebenen Vegetationseinheiten und zwei Vegetationsgrenzen zwischen P9 und P10 sowie zwischen P14 und P15. Die Trennartengruppe D1 charakterisiert die Vegetation am Hang sehr gut. Ihre Arten fehlen zwischen P10 und P15 fast vollständig und weichen der Gruppe D5. Übergangsbereiche zwischen *A* und *C* bzw. *B* und *C* sind nur schwach ausgeprägt. Der floristische Gradient, d.h. die schrittweise Änderung der Vegetation durch Ende bzw. Anfang des Vorkommens bestimmter Arten, der in diesem Fall gemäss der Darstellungsweise von links oben nach rechts unten verläuft (Abb. 1), verhält sich nicht kontinuierlich, sondern lässt einen sprunghaften Verlauf erkennen. Die Grenzen zwischen den Einheiten sind also relativ scharf. Als Übergangsbereich könnten lediglich P8 und P9 sowie P15 (gemeinsames Vorkommen von *Chaerophyllum hirsutum* und einigen Arten der Gruppe D1) angesehen werden.

Berechnet man den Artmächtigkeits-Gemeinschaftskoeffizienten nach JACCARD (1928) für die Probeflächen des Transekts, wobei die Artengarnitur des *Abieti-Fagetum* auf P2, die der Hochstaudenflur auf P12 bezogen wird (Abb. 2), so erhält man ebenfalls den Eindruck relativer scharfer Grenzen, und zwar zwischen P9 und P10 einerseits und zwischen P14 und P15 anderseits. Der Unterschied zwischen *A* und *B* kommt in den unterschiedlich hohen Koeffizienten beider Einheiten deutlich zum Ausdruck.

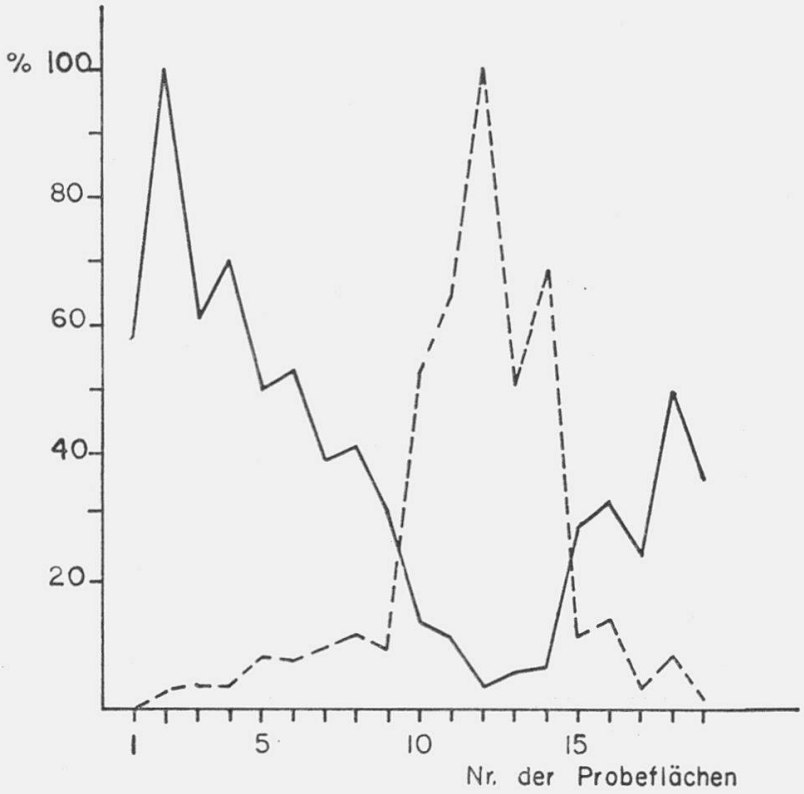

Abb. 2 Artmächtigkeits-Gemeinschaftskoeffizienten der Probeflächen für das *Abieti-Fagetum* der Dolinenhänge, bezogen auf P2, für die Hochstaudenflur des Dolinengrundes auf P12

3.2 *Kennzeichnung der Bodenproben (Tab. 1 und 2)*

3.2.1 *Bodenreaktion und Kalkgehalt (Abb. 3)*

Wie eingangs erwähnt, sind die verschiedenen Bodenfaktoren durch das Mikroklima der Doline geprägt, das aus ihrer geomorphologischen Sonderstellung resultiert und als massgebender Standortsfaktor zu betrachten ist. Einerseits ist der der Sonne zugewandte SW-Hang trockener und erhält mehr Wärme als der NO-Hang, woraus eine intensivere Verwitterung des Ausgangsgesteins resultiert, anderseits vermag das hangabwärts fliessende Niederschlagswasser Feinerde und Mineralstoffe von den Hängen herabzuwaschen. Weil die Doline mit Sickerschächten in Verbindung steht, werden im Dolinengrund zwar grosse

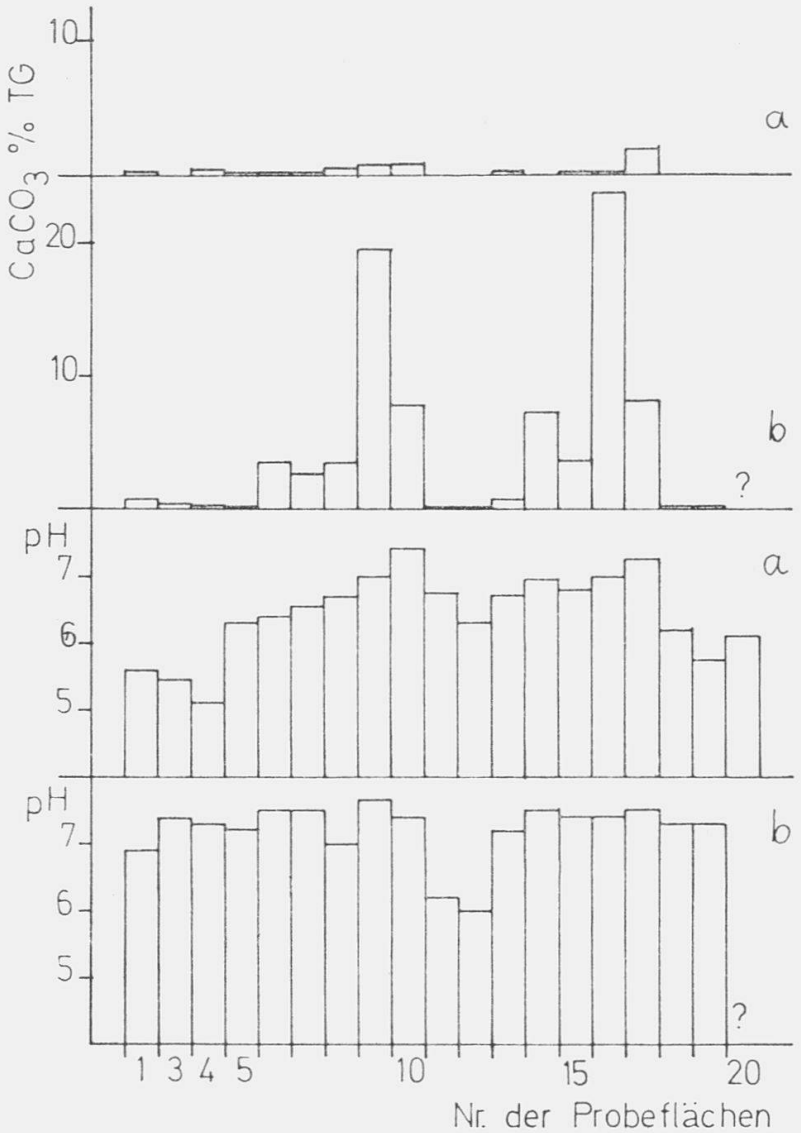

Abb. 3 Karbonatgehalt ($CaCO_3$ % TG) und pH der Proben aus 0–5 cm (a) und 5–10 cm Tiefe (b). Abszisse: Transekt P1–P20

Tab. 1 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 0–5 cm Tiefe

Probe-fläche	HOH % TG	pH	$CaCO_3$ % TG	NH_4^+—N_{mom} mg/100 g TG	NO_3^-—N_{mom} mg/100 g TG	NH_4^+—N_{ak} mg/100 g TG	NO_3^-—N_{ak} mg/100 g TG	N_{ak} mg/100 g TG	N_{tot} % TB	Humus % TB	C/N
Nr. 1	349,1	5,6	0,16	–	0,16	2,06	–	2,06	1,75	63,44	21,0
3	311,8	5,5	–	–	–	0,13	–	0,13	1,65	66,06	23,3
4	310,2	5,1	0,32	–	–	3,78	–	3,78	2,38	63,10	15,4
5	264,4	6,3	0,24	–	–	–	6,06	6,06	0,42	43,36	45,5
6	159,0	6,4	0,24	–	0,58	–	3,32	3,32	0,35	33,10	42,2
7	199,8	6,6	0,16	–	–	–	1,33	1,33	0,49	33,24	39,4
8	241,9	6,7	0,48	–	0,16	–	5,82	5,82	1,61	43,10	15,5
9	232,8	7,0	0,72	–	0,99	–	7,64	7,64	1,75	40,00	13,3
10	274,7	7,4	0,88	–	1,25	–	6,97	6,97	1,68	37,93	13,1
11	170,6	6,8	0,16	–	1,25	0,17	5,72	5,89	0,57	21,45	22,0
12	92,8	6,3	0,16	–	0,24	0,77	5,07	5,84	0,72	11,27	9,1
13	130,0	6,7	0,24	–	0,66	–	5,23	5,23	0,77	13,96	10,5
14	128,8	7,0	0,16	–	1,33	1,08	9,54	10,62	1,03	21,72	12,2
15	107,0	6,8	0,32	–	0,75	–	8,80	8,80	1,02	18,14	10,4
16	107,6	7,0	0,24	–	0,45	–	4,53	4,53	0,75	15,83	12,2
17	120,0	7,3	2,01	–	1,66	–	5,73	5,73	1,07	30,00	16,2
18	133,9	6,2	0,16	–	–	–	–	–	0,88	43,24	28,6
19	229,0	5,8	0,24	–	0,33	6,88	5,31	12,19	1,44	48,13	19,4
20	327,8	6,1	0,32	–	–	2,84	0,33	3,17	1,75	65,17	21,6

Tab. 2 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 5–15 cm Tiefe

Probe-fläche Nr.	HOH %TG	pH	$CaCO_3$ %TG	*KUK* mval/ 100gTB	H_a^+ mval/ 100gTB	*S*-Wert mval/ 100gTB	*V*%	K_2O_L mg/ 100gTB	P_2O_{5L} mg/ 100gT
1	220,3	6,9	0,80	80,1	13,4	66,7	83,2	9,4	0,6
2	164,3	7,2	0,24	76,3	16,6	59,7	78,2	6,1	0,8
3	146,0	7,4	0,48	77,2	13,0	64,2	83,1	7,0	1,0
4	236,4	7,3	0,40	99,4	15,8	83,6	84,1	4,7	0,6
5	215,5	7,2	0,24	82,2	14,6	67,6	82,2	9,4	0,5
6	145,9	7,5	3,52	72,2	13,8	58,4	80,8	7,0	0,6
7	155,8	7,5	2,88	76,0	12,6	63,4	83,4	7,5	0,8
8	213,8	7,0	3,52	93,2	23,6	69,6	74,6	18,8	3,5
9	184,2	7,7	19,52	88,8	12,4	76,4	86,0	11,7	2,0
10	257,5	7,4	7,76	87,9	12,2	75,7	86,1	14,0	0,6
11	134,4	6,2	0,16	62,5	24,0	38,5	61,6	9,4	0,8
12	72,1	6,0	0,16	44,4	25,0	19,4	43,6	9,4	1,0
13	95,3	7,2	0,80	54,1	17,2	36,9	68,2	7,0	0,8
14	91,8	7,5	7,20	53,5	9,6	43,9	82,0	4,7	0,6
15	93,5	7,4	3,60	53,2	9,6	43,6	81,9	9,5	0,5
16	80,0	7,4	23,68	49,4	22,6	26,8	52,2	7,0	0,6
17	89,9	7,5	8,16	64,4	11,2	53,2	82,6	7,5	0,8
18	95,1	7,3	0,24	67,5	14,2	53,3	78,9	7,0	1,0
19	140,1	7,3	0,32	77,9	16,0	53,9	69,2	7,5	0,6

Mengen von Feinerde, aber nicht die löslichen Mineralstoffe angereichert, sondern mit dem Sickerwasser in die Tiefe des Gebirges transportiert. Wir finden also im Bereich der Hochstaudenflur einen tiefgründigen, lehmigen, stark verwitterten, skelettfreien, das ganze Jahr über feuchten Boden, der an Mineralstoffen leicht verarmt. Diese werden dagegen im unteren Hangdrittel angereichert.

Solche Verhältnisse findet man am besten beim Karbonatgehalt ausgeprägt, wo im Unterboden im oberen Teil der Hänge (P1–P7 bzw. P18–P20) sowie im Zentrum der Doline (P11–P15) $CaCO_3$ fast vollständig fehlt, die Werte im unteren Hangdrittel (P8–P11 bzw. P15–P17) dagegen bis 25% ansteigen. In abgeschwächter Form wird dies auch am Karbonatgehalt im Oberboden deutlich. Nur ist hier Auswaschung und Neutralisation durch organische Säuren so stark, dass die Unterschiede wegen der geringen Werte nur mehr undeutlich zu sehen sind. Da die Bodenreaktion sehr eng mit $CaCO_3$ % korreliert ist, sind die höchsten pH-Werte zwischen P8 und P11 sowie P15 und P17 (über 7), die tiefsten zwischen P1 und P7 bzw. P18 und P20 (um 6) zu erwarten.

3.1.2 *Humus und Stickstoff (Abb. 4)*

Die Stickstoffversorgung unterliegt selbstverständlich nicht den oben geschilderten Verhältnissen; sie ist vielmehr von Qualität und Quantität des Humus,

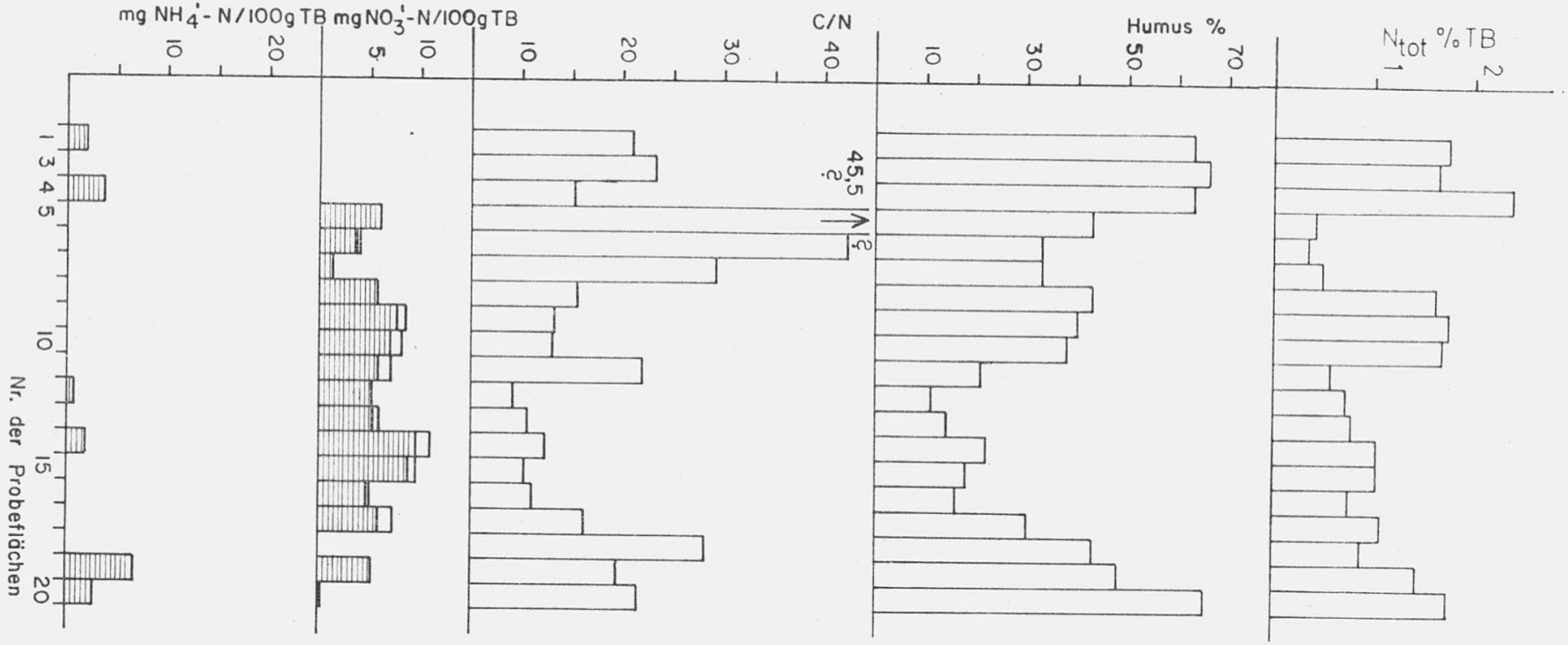

Abb. 4 Gesamtstickstoff (N_{tot} % TB), organische Substanz (Humus % TB), C/N-Verhältnis, Nitrifikation und Ammonifikation (weiss: NO_3^-—N_{mom} bzw. NH_4^+—N_{mom}, schraffiert: NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak} in mg/100 g TG). Proben aus 0–5 cm Tiefe. Abszisse: Transekt P1–P20

von Temperatur und Feuchtigkeit u.a. abhängig. Erwartungsgemäss wird der Humus an den Hängen im Bereich des *Abieti-Fagetum* wesentlich langsamer zersetzt als im Grund der Doline, was zu einer starken Anreicherung von Rohhumus (*B*) oder Moder (*A*) führt. Das Minimum von Humus % liegt deshalb bei P12 (um 10%), das Maximum bei P3 (66%) und P20 (62,5%). Im selben Verhältnis schwankt auch der Gehalt an Gesamtstickstoff, wobei N_{tot} im Rohhumus bzw. Moder am höchsten (bis fast 2,5%), im Mullboden bei P12 am niedrigsten (ca. 0,5%) ist. Interessant sind die niederen Werte (unter 0,5%) bei P5, P6 und P7, wo auch eine Depression im Verlauf von Humus % festgestellt werden kann. Dies macht sich im C/N-Verhältnis dieser drei Probeflächen stark bemerkbar, die mit Werten zwischen 30 und 45 die ungünstigsten Verhältnisse zeigen. Die übrigen Werte schwanken am Hang zwischen 15 und 25, im Zentrum der Doline zwischen 10 und 15, was eine grosse biologische Aktivität verdeutlicht. Auch die Stickstoffmineralisation lässt deutliche Unterschiede erkennen. Nitrifikation herrscht durchweg zwischen P5 und P19, wobei am meisten am unteren Teil des SW-Hangs, etwas weniger im unteren Teil des NO-Hangs und ebenso wenig an der tiefsten Stelle der Doline, bei P12, nitrifiziert wird. Die zweigipfelige Kurve innerhalb des Transekts kommt in diesem Fall dadurch zustande, dass NO_3^--Nachlieferung in Mullböden wegen der schweren Angreifbarkeit des sogenannten Dauerhumus bei sechswöchiger Bebrütung nur langsam in Gang kommt. Humusproben aus dem Übergangsbereich des unteren Hangdrittels, die mehr stickstoffreiche, wenig zersetzte organische Substanz enthalten, werden unter gleichen Bedingungen schneller nitrifiziert, d.h. die Menge an akkumulierten Nitrationen ist grösser (vgl. ähnliche Verhältnisse im Übergangsbereich zwischen Mull und Rohhumus bei PFADENHAUER 1971). Ammonifikation schliesslich überwiegt erwartungsgemäss im oberen Hangteil entsprechend der saueren Humusauflage. Allerdings ist die NH_4^+-Nachlieferung recht gering; ihre Werte schwanken zwischen 4 und 7 mg $NH_4^+ - N_{ak}$/100 g TG.

3.2.3 *Wassergehalt (Abb. 5)*

Der aktuelle Wassergehalt zur Zeit der Probeentnahme vermag nur wenig über die Wasserverhältnisse innerhalb der Doline auszusagen. Eine Korrelation zwischen Humus % und HOH % ist zu erwarten, dergestalt, dass mit steigendem Gehalt an organischer Substanz auch die Werte für HOH % zunehmen.

3.2.4 *Mineralstoffe und Austauschkapazität (Abb. 6 und 7)*

Sinngemäss gilt für die verschiedenen Mineralstoffe dasselbe wie für $CaCO_3$ %. Die Auswaschung aus den oberen Hangteilen und aus dem Dolinengrund sowie die Anreicherung im unteren Hangdrittel kommt bei K_2O_L und P_2O_{5L} nochmals besonders deutlich zum Ausdruck (Abb. 6). So findet man bei P8 und P9 für laktatlösliches Phosphat Werte von 3,5 und 2,0 mg, während sonst nur Mengen zwischen 0,5 und 1,0 mg/100 g TB gefunden wurden. Damit ist die

P-Versorgung auch im Bereich der «nährstoffreichen» Hochstaudenflur nicht gut. Ähnliches gilt auch für laktatlösliches Kali. Spitzenwerte liegen bei P8, P9 und P10 (18,8 mg, 11,8 mg und 14,0 mg/100 g TB), während die übrigen Probeflächen zwischen 5 und 10 mg K_2O_L/100 g TB enthalten. Auffallend ist hierbei das Fehlen des Anreicherungsgebietes am Fuss des SW-Hangs (vgl. $CaCO_3$ %).

Interessanterweise ist die Menge der übrigen austauschbaren Kationen Na, K, Mg und Ca, die im *T*-Wert zusammengefasst sind, am Hang am höchsten, wobei ein deutlicher Unterschied zwischen SW- und NO-Hang, also zwischen *A* und *B* besteht, und zwar dergestalt, dass die Werte an dem der Sonne abge-

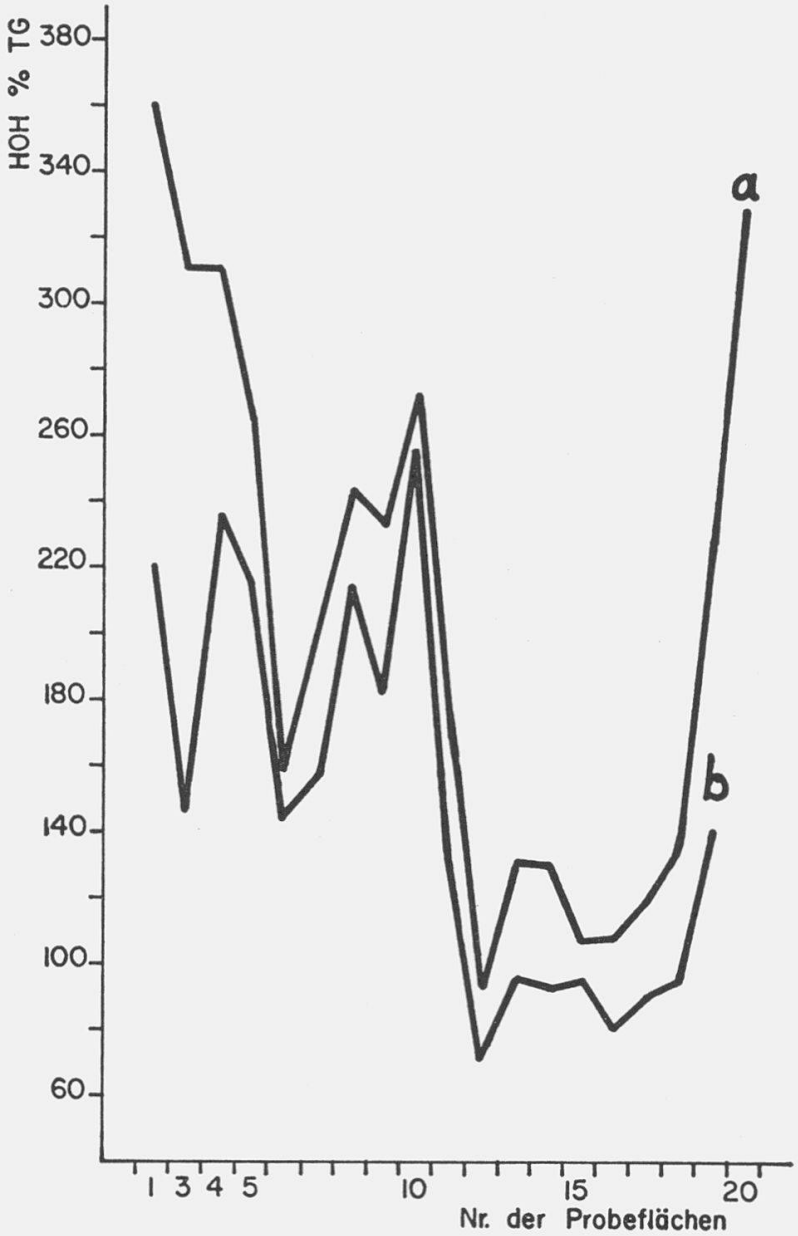

Abb. 5 Wassergehalt (HOH % TG) der Proben aus 0–5 cm (a) und 5–15 cm Tiefe (b). Abszisse: Transekt P1–P20

wandten Hang höher als an dem der Sonne zugewandten sind. Dies wird deutlich bei der Kationenumtauschkapazität, wo in den Probeflächen P12–P16 45–55 mval, P17–P19 65–80 mval und zwischen P1 und P10 70 bis fast 100 mval/100 g TB gemessen wurden. Entsprechend verhält sich der *S*-Wert (20–54 mval, 50–55 mval und 60 bis über 80 mval/100 g TB) und der Basensättigungsgrad (45–82%, 70–82% und 75–85%). Die Menge der austauschbaren Wasserstoffionen ist dagegen im Zentrum der Doline am höchsten (zwischen 17 und 25 mval), während sie sonst zwischen 10 und 17 mval/100 g TB schwankt.

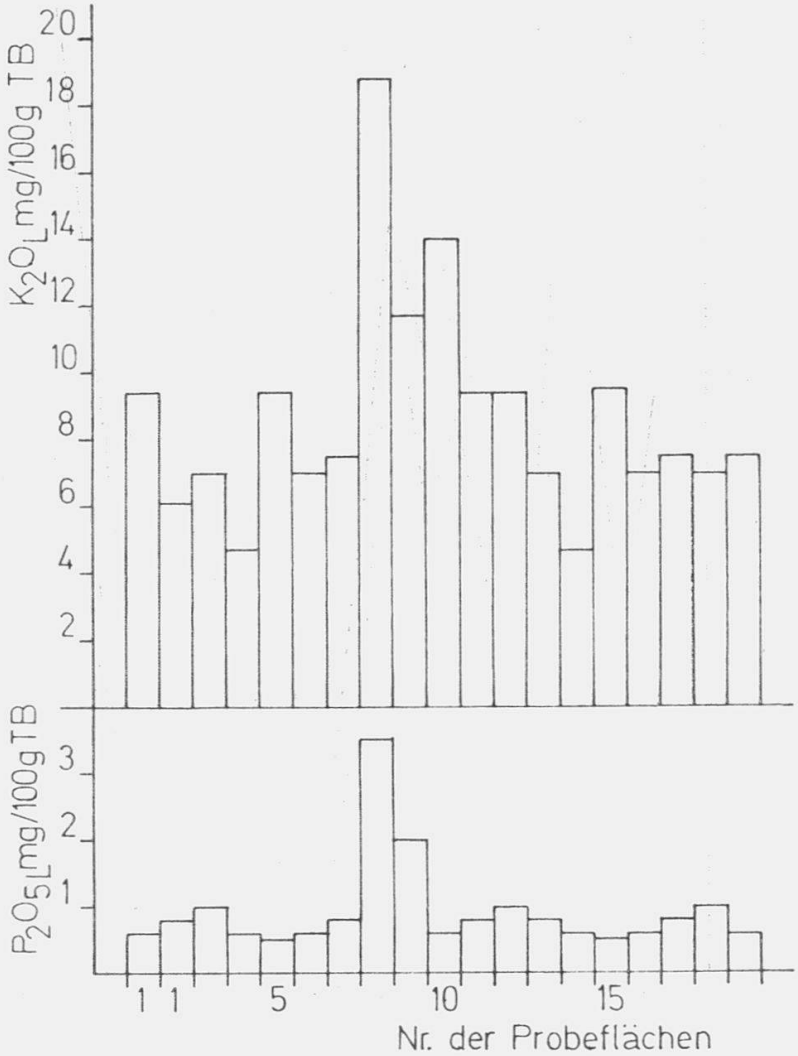

Abb. 6 Laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L} bzw. K_2O_L mg/100 g TB). Proben aus 5–15 cm Tiefe. Abszisse: Transekt P1–P19

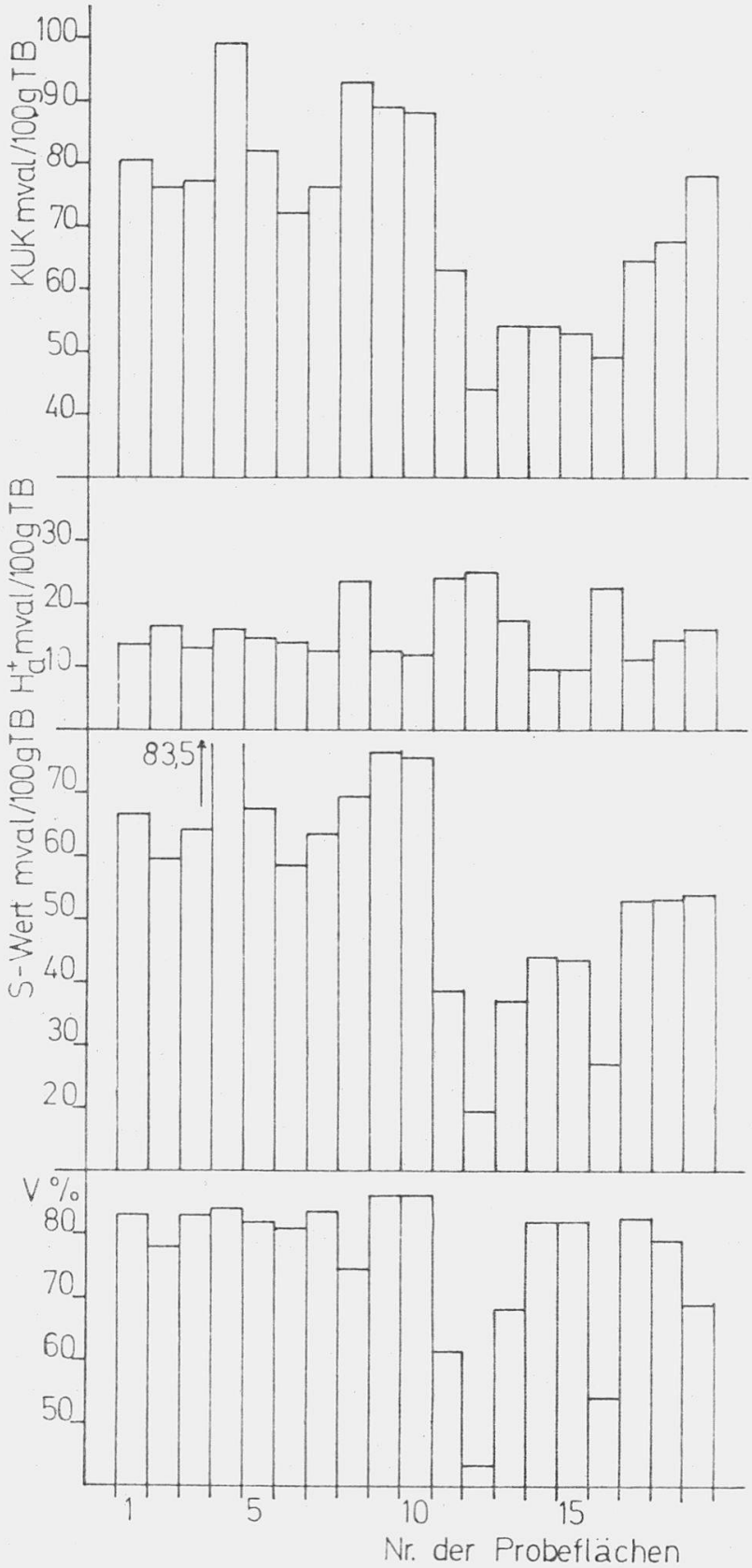

Abb. 7 Kationenumtauschkapazität (*KUK* mval/100 g TB), austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+ mval/100 g TB), *S*-Wert (mval/100 g TB) und Basensättigungsgrad (*V*%). Proben aus 5–15 cm Tiefe. Abszisse: Transekt P1–P19

4. Diskussion

Einzelne Bodenfaktoren auf das Vorkommen bestimmter Arten oder auf eine bestimmte Artenkombination zu beziehen, ist nahezu unmöglich. Entscheidend für die Ausbildung der drei in der Karte dargestellten Vegetationseinheiten ist die Kombination aller gemessenen Werte, die ja untereinander in komplizierter Wechselwirkung stehen. Zweifelsohne ist das *Abieti-Fagetum* der Hänge besser mit Stickstoff versorgt als die dem *Aceri-Fagetum* entsprechenden Hochstaudenfluren am Grund der Doline, zumindest was die oberste, humusreiche, stark durchwurzelte Bodenschicht betrifft. Denn die Rohhumus- und Moderdecken, auf denen die azidophilen Moose des Tannenwaldes einen dichten Teppich bilden, besitzen naturgemäss einen hohen Humus- und damit einen hohen N_{tot}-Gehalt. Ein relativ niedriger pH-Wert, der zum grossen Teil durch Auswaschung von $CaCO_3$, zum Teil aber auch durch Neutralisation der Karbonate durch Humussäuren bedingt ist, lässt das Fehlen einer nennenswerten Nitrifikation verständlich erscheinen, wobei wir an dieser Stelle nicht darüber diskutieren wollen, ob die Bodenreaktion mittelbar oder unmittelbar Nitrifikation unterbindet (vgl. dazu RUNGE 1965). Die Stickstoffmineralisation findet daher in Form von Ammonifikation statt, deren Werte allerdings auch nicht besonders hoch sind. Weite C/N-Verhältnisse, die bis 45 ansteigen können, sind dabei charakteristisch. Im Zentrum der Doline und im Übergangsgebiet, das durch gemeinsames Auftreten der Tannenwaldarten und einzelner Hochstauden gekennzeichnet ist, sowie dort, wo die Humusauflage aus Moder besteht, herrscht Nitrifikation, wobei die Werte in P 12, also im Berich des üppigsten Wachstums von *Chaerophyllum hirsutum* und *Cicerbita alpina*, am niedrigsten liegen. Entsprechend der raschen Streu- und Humuszersetzung sind die Humus- und N_{tot}-Gehalte geringer als am Hang und die C/N-Verhältnisse relativ eng.

Diese gemeinhin als biologisch sehr aktive und stickstoffreiche Böden bezeichneten Standorte der nitrophilen subalpinen und alpinen Hochstaudenfluren, die ja auch das charakteristische Element der *Aceri-Fageten* sind, sind also – absolut gesehen – nicht durch hohe Gesamtstickstoffkonzentration, sondern durch enge C/N-Verhältnisse und dadurch ausgezeichnet, dass die N-Mineralisation in Form von Nitrifikation stattfindet, obwohl N_{tot} den Wert 0,75% nie überschreitet (vgl. ZÖTTL 1960).

Interessant ist die Tatsache, dass die Versorgung mit den Nährstoffen K_2O, P_2O_5 und mit *KUK* am Grund der Doline wesentlich schlechter ist als an den Hängen. Mit der Akkumulierung der Feinsubstanz geht also nicht eine Anreicherung von Mineralstoffen einher. Allerdings ist eine kontinuierliche Zufuhr von Phosphor und Kali durch das von den Hängen herabfliessende Niederschlagswasser während der gesamten Vegetationsperiode gewährleistet, so dass den Pflanzen dadurch eine ausreichende Menge dieser Ionen zur Verfügung steht. Eine Momentaufnahme der Nährstoffverhältnisse, wie sie bei dieser Untersuchung vorliegt, kann deshalb wohl nicht ein richtiges Bild von der tatsächlichen Versorgung zeichnen. Zweifelsfrei ist dagegen die Anreicherung von

P und K im unteren Hangdrittel des NO-Hangs, also zum Teil im Übergangsbereich, bewiesen, während die Vegetationseinheiten *A* und *B* untereinander keine Unterschiede erkennen lassen.

Dass *KUK*, *S*-Wert und *V*% dagegen am NO-Hang höher liegen als am SW-Hang in *A*, ist überraschend, denn eigentlich wäre wegen der günstigeren Klimabedingungen und der dadurch intensiveren Verwitterung am SW-Hang genau das Gegenteil zu erwarten. Das Ergebnis dieser Untersuchung kommt wohl dadurch zustande, dass wegen des grobblockigen Skeletts, aus dem fast der gesamte NO-Hang besteht, in den Proben aus 5–15 cm Tiefe wesentlich mehr Humus vorhanden ist als in den vergleichbaren Proben des gegenüberliegenden Hangs. Humus hat aber bekanntlich eine erheblich höhere Austauschkapazität als Mineralboden.

Alle diese Ergebnisse lassen freilich keine eindeutige quantitative Aussage bezüglich der Ökologie der gesamten untersuchten Vegetation zu. Denn die pflanzlichen Nährstoffe sind ganz allgemein zur Zeit der Probeentnahme im September in erheblich geringerer Menge im Boden vorhanden als im Frühjahr oder Sommer. Ein quantitativer Vergleich der Messwerte erscheint deshalb als wenig sinnvoll. Immerhin konnten rein qualitativ recht aufschlussreiche Ergebnisse gewonnen werden, die als Anregung für intensivere, weiterführende ökologische Untersuchungen in Dolinen dienen mögen. Kleinräumige Analysen dieser Art geben Ansatzpunkte für gezielte Arbeiten und ermöglichen vielleicht auch einmal ein tieferes Verständnis entsprechend grossräumiger Vegetationsgürtel.

Zusammenfassung

1. Die Vegetation einer Doline im Grand Risoux VD wurde mittels kleiner homogener Vegetationsaufnahmen tabellarisch erfasst und unter gleichzeitiger Kartierung einzelner diagnostisch wichtiger Arten in einer Karte dargestellt. Hierbei ergaben sich drei Vegetationseinheiten, die sich floristisch deutlich unterscheiden. An den Dolinenhängen gedeiht der Buchen-Tannen-Wald (*Abieti-Fagetum*), der sich durch die Trennartengruppe D2 und D4 (Vegetationstabelle im Anhang) in süd- (*A*) und nordexponierte (*B*) Einheiten untergliedern lässt und sich von den Hochstaudenfluren am Grund der Doline (*C*) durch das Fehlen von D5 und das Hervortreten von D1 unterscheidet.

2. Für genaue bodenkundliche Untersuchungen wurde die Gradientenanalyse angewendet, wobei quer durch die Doline entlang eines vom SW nach NO verlaufenden Transekts in regelmässigen Abständen 1 m² grosse Probeflächen ausgelegt wurden. In diesen Probeflächen wurden sämtliche Arten notiert und ihre Artmächtigkeit geschätzt sowie Mischproben aus 0–5 cm Tiefe (Analyse von pH, HOH%, $CaCO_3$%, N_{tot}, Humus%, C/N-Verhältnis, NH_4^+—N_{ak}, NO_3^-—N_{ak}) und 5–15 cm Tiefe (Analyse von pH, HOH%, $CaCO_3$%, *KUK*, *S*-Wert, H_a^+, *V*%, P_2O_{5L}, K_2O_L) entnommen.

3. Die Ergebnisse (Abb. 1–7) zeigen mit Einschränkung deutliche Unterschiede zwischen den drei kartierten Vegetationseinheiten. So herrscht Nitrifikation in *C*, wobei die NO_3^--Nachlieferung im Übergangsbereich und zum Teil am SW-Hang (Moder) am grössten ist, Ammonifikation in *A* und *B*. N_{tot} ist in *A* und *B* wesentlich höher als in *C*, ebenfalls Humus%, C/N-Verhältnis, *KUK*, *S*-Wert und *V*%. Geringere Werte in *A* und *B*, höhere in *C* zeigt der Faktor H_a^+. Bei einzelnen Bodenfaktoren ist deutlich eine Auswaschung am Grund der Doline

(Versickerung in Karstschächte) und an den oberen Teilen der Hänge zu beobachten (K_2O_L, P_2O_{5L} und $CaCO_3$ %). Unterschiede zwischen *A* und *B* wurden in erster Linie bei *KUK*, *S*-Wert und *V*% festgestellt, dergestalt, dass die Werte am SW-Hang niedriger als am NO-Hang liegen.

4. Insgesamt ergab sich, dass die üppigen Hochstaudenfluren weniger gut mit Nährstoffen versorgt sind als die Vegetation der Dolinenhänge. Das Gedeihen der nitrophilen Hochstauden wird anscheinend in erster Linie durch ständige Nitratnachlieferung gewährleistet. Eindeutige quantitative Aussagen sind aber erst dann möglich, wenn der Verlauf der Nährstoffversorgung während der gesamten Vegetationsperiode vorliegt.

Summary

1. The vegetation of a dolina in Grand Risoux VD was covered tabularly by means of small homogeneous surveys and was represented on a map by a simultaneous mapping of individual, diagnostically relevant species. The results revealed existence of three cover types of vegetation, which showed marked floristic differences. The dolina slopes are occupied by a beech-fir forest (*Abieti-Fagetum*) which, by application of the separation groups D2 and D4, can be subdivided into a unit exposed to South (*A*) and a unit exposed to North (*B*), and which differs from the high shrub on the dolina floor in its lack of D5 and a prominence of D1.

2. Gradient analysis was applied for detailed soil surveys by laying 1 m^2 size sample areas in regular distances along a transsection running from SW to NE across the dolina. All species within the sample areas were registered and their quantity estimated; in addition, composite samples were taken from a layer 0–5 cm deep (analysis of pH, HOH %, $CaCO_3$ %, N_{tot}, humus %, C/N ratio, NH_4^+—N_{ak}, NO_3^-—N_{ak}) and an other layer 5–15 cm deep (analysis of pH, HOH %, $CaCO_3$ %, *KUK*, *S* value, H_a^+, *V*%, P_2O_{5L}, K_2O_L).

3. Within certain restrictions, the results (fig. 1–7) show definite differences between the three mapped vegetation types. Thus, nitrification is predominant in *C*, with the NO_3^- supply being greated in the transition zone and partly on the SW slope (decay), while ammonification predominates in *A* and *B*. N_{tot} is substantially higher in *A* and *B* than in *C*, as are also humus %, C/N ratio, *KUK*, *S* value, and *V*%. Recorded values of the H_a^+ factor are lower in *A* and *B*, higher in *C*. A definite wash-out of individual soil factors can be observed on the dolina floor (see page into karst hollows) and on the upper parts of slopes (K_2O_L, P_2O_{5L} and $CaCO_3$ %). Differences between *A* and *B* were established especially of *KUK*, *S* value, and *V*% in that their values were lower on the SW slope than on the NE slope.

4. The total result was that the lush high shrub on the dolina floor are less well supplied with nutrients than the vegetation on the slopes. The lush shrub apparently thrives on a permanent supply of nitrates. However, definite quantitative statements will be possible only after the data on the flow of nutrients during the entire vegetation period are available.

Literatur

Beck v. Mannagetta, G., 1906: Die Umkehrung der Pflanzenregionen in den Dolinen des Karstes. Sitz'ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *115*, 1, 1–17.

Bertsch, K., 1959: Moosflora von Südwestdeutschland. Stuttgart.

Eidgenössische Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, 1960–1963: A.C. Methode UK, PK, Mskr.

Ellenberg, H., 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. Walter: Einführung in die Phytologie, *4*, 2, Stuttgart, 943 S.

Flora Europaea, 1964/1968: Bd. 1 und Bd. 2, Cambridge.

HORVAT, I., 1949: Nanka o biljnim za jednicama. Zagreb, 434 S.
– 1953: Vegetacija ponikava. Die Vegetation der Karstdolinen. Geogr. glasnik *14–15*.
– 1961: Die Pflanzenwelt der Karstponikven – eine besondere Vegetationserscheinung. Phyton *9*, 3 u. 4.
JACCARD, P., 1928: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. *11*, 5.
MACHATSCHEK, F., 1964: Geomorphologie. Stuttgart (Teubner), 209 S.
MOOR, M., 1952: Die Fagiongesellschaften des Schweizer Jura. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz *31*, 201 S.
PFADENHAUER, J., 1971: Vergleichend ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *47*, 74 S.
– und G. KAULE, 1972: Die Vegetation eines Waldquellenkomplexes im bayerischen Inn-Chiemsee-Vorland. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *41*, 74–87.
PILLICHODY, A., 1921: Von Spät- und Frühfrösten und über Frostlöcher. Schweiz. Ztschr. Forstwes. *72*, 33–40.
ROTHMALER, W., 1961/1963: Exkursionsflora von Deutschland, *2* und *3*, Berlin.
RUNGE, M., 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoffnachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora *155*, 353–386.
SCHLICHTING, E., und H. P. BLUME, 1966: Bodenkundliches Praktikum. Hamburg und Berlin (Parey).
STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin und Hamburg (Parey).
TERZAGHI, K. v., 1913: Beiträge zur Hydrographie und Morphologie des Kroatischen Karstes. Mitt. a. d. Jb. d. unar. geol. Reichsanst. *20*.
TURNAGE, W. V., 1937: Nocturnal surface-soil temperatures, air temperatures and ground inversion in southern Arizona. Monthly Weath. Rev. *65*.
WHITTAKER, R. H., 1967: Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. *49*, 207–264.
ZÖTTL, H., 1960a: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens. Forstw. Cbl. *79*, 72–90.
– 1960b: Dynamik der Stickstoffmineralisation in organischem Waldbodenmaterial I, II und III. Plant and Soil *13*.

Adresse des Autors: Dr. Jörg Pfadenhauer
Waldbauinstitut, Abt. Vegetationskunde und Landschaftspflege
Schellingstrasse 12
D-8 München 13